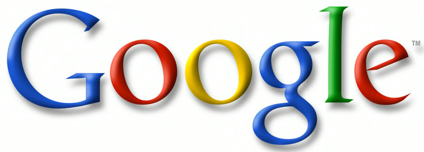


This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

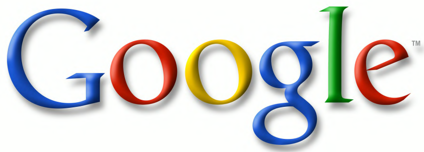
Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/



A propos de ce livre

Ceci est une copie numérique d'un ouvrage conservé depuis des générations dans les rayonnages d'une bibliothèque avant d'être numérisé avec précaution par Google dans le cadre d'un projet visant à permettre aux internautes de découvrir l'ensemble du patrimoine littéraire mondial en ligne.

Ce livre étant relativement ancien, il n'est plus protégé par la loi sur les droits d'auteur et appartient à présent au domaine public. L'expression "appartenir au domaine public" signifie que le livre en question n'a jamais été soumis aux droits d'auteur ou que ses droits légaux sont arrivés à expiration. Les conditions requises pour qu'un livre tombe dans le domaine public peuvent varier d'un pays à l'autre. Les livres libres de droit sont autant de liens avec le passé. Ils sont les témoins de la richesse de notre histoire, de notre patrimoine culturel et de la connaissance humaine et sont trop souvent difficilement accessibles au public.

Les notes de bas de page et autres annotations en marge du texte présentes dans le volume original sont reprises dans ce fichier, comme un souvenir du long chemin parcouru par l'ouvrage depuis la maison d'édition en passant par la bibliothèque pour finalement se retrouver entre vos mains.

Consignes d'utilisation

Google est fier de travailler en partenariat avec des bibliothèques à la numérisation des ouvrages appartenant au domaine public et de les rendre ainsi accessibles à tous. Ces livres sont en effet la propriété de tous et de toutes et nous sommes tout simplement les gardiens de ce patrimoine. Il s'agit toutefois d'un projet coûteux. Par conséquent et en vue de poursuivre la diffusion de ces ressources inépuisables, nous avons pris les dispositions nécessaires afin de prévenir les éventuels abus auxquels pourraient se livrer des sites marchands tiers, notamment en instaurant des contraintes techniques relatives aux requêtes automatisées.

Nous vous demandons également de:

+ *Ne pas utiliser les fichiers à des fins commerciales* Nous avons conçu le programme Google Recherche de Livres à l'usage des particuliers. Nous vous demandons donc d'utiliser uniquement ces fichiers à des fins personnelles. Ils ne sauraient en effet être employés dans un quelconque but commercial.
+ *Ne pas procéder à des requêtes automatisées* N'envoyez aucune requête automatisée quelle qu'elle soit au système Google. Si vous effectuez des recherches concernant les logiciels de traduction, la reconnaissance optique de caractères ou tout autre domaine nécessitant de disposer d'importantes quantités de texte, n'hésitez pas à nous contacter. Nous encourageons pour la réalisation de ce type de travaux l'utilisation des ouvrages et documents appartenant au domaine public et serions heureux de vous être utile.
+ *Ne pas supprimer l'attribution* Le filigrane Google contenu dans chaque fichier est indispensable pour informer les internautes de notre projet et leur permettre d'accéder à davantage de documents par l'intermédiaire du Programme Google Recherche de Livres. Ne le supprimez en aucun cas.
+ *Rester dans la légalité* Quelle que soit l'utilisation que vous comptez faire des fichiers, n'oubliez pas qu'il est de votre responsabilité de veiller à respecter la loi. Si un ouvrage appartient au domaine public américain, n'en déduisez pas pour autant qu'il en va de même dans les autres pays. La durée légale des droits d'auteur d'un livre varie d'un pays à l'autre. Nous ne sommes donc pas en mesure de répertorier les ouvrages dont l'utilisation est autorisée et ceux dont elle ne l'est pas. Ne croyez pas que le simple fait d'afficher un livre sur Google Recherche de Livres signifie que celui-ci peut être utilisé de quelque façon que ce soit dans le monde entier. La condamnation à laquelle vous vous exposeriez en cas de violation des droits d'auteur peut être sévère.

À propos du service Google Recherche de Livres

En favorisant la recherche et l'accès à un nombre croissant de livres disponibles dans de nombreuses langues, dont le français, Google souhaite contribuer à promouvoir la diversité culturelle grâce à Google Recherche de Livres. En effet, le Programme Google Recherche de Livres permet aux internautes de découvrir le patrimoine littéraire mondial, tout en aidant les auteurs et les éditeurs à élargir leur public. Vous pouvez effectuer des recherches en ligne dans le texte intégral de cet ouvrage à l'adresse `http://books.google.com`

S 80.5
A613



ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

PARIS. — IMPRIMERIE ÉMILE MARTINET, RUE MIGNON, 2.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SIXIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

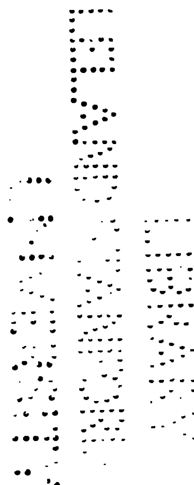
COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME XIV



PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon.

En face de l'École de médecine.

1882

108765

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

BOTANIQUE

L'*HYDRURUS* ET SES AFFINITÉS

Par M. J. ROSTAFINSKI,

Professeur de botanique à l'Université de Cracovie (1).

I. — Histoire du développement.

L'*Hydrurus* se rencontre dans les ruisseaux de montagne qui ne tarissent jamais, et dont l'eau froide coule rapidement sur un fond calcaire. Il s'y développe tout aussi bien à l'ombre qu'en plein soleil, s'attachant seulement de préférence aux pierres qui dépassent le niveau, et contre lesquelles l'eau vient se briser, en se saturant d'air.

J'ai découvert cette plante dans les eaux du Tatra, dans la vallée de Koscieliska, en 1877, sans pouvoir alors, faute d'appareils, la soumettre aux recherches. L'année dernière, je l'ai retrouvée dans d'autres sources à fond calcaire. Elle croît en abondance dans les ruisseaux des vallées de Strongea et de Jaworzynka. Je l'ai rencontrée également dans la vallée de Mlynica, au-dessous de la grande chute d'eau, sur les pierres constamment humectées par les gouttelettes du brouillard produit par la cascade; sur ces mêmes pierres, le *Sacheria*

(1) Ce mémoire vient d'être publié en langue polonaise, avec un court résumé allemand, dans les *Mémoires de l'Académie des sciences de Cracovie*. Nous en donnons ici la traduction. (*Réd.*)

formait des touffes épaisses. Dans ces conditions, l'*Hydrurus* ne développait que de petites plantes, composées d'une dizaine de cellules.

Dans les eaux rapides, il croît en masses compactes, brunes, formées comme de poils délicats, et ressemblant à s'y méprendre à des Diatomées, à l'*Odontidium*, par exemple, ou au *Fragilaria*. Il est facile pourtant de le distinguer, à défaut d'autres moyens, par ce caractère, que, tandis que les Diatomées disparaissent dans la main, l'*Hydrurus* résiste et conserve son aspect. A une époque avancée de son développement, l'*Hydrurus* est encore plus aisé à reconnaître, son thalle gagnant de plus en plus en longueur, en rigidité et en épaisseur.

Les individus les plus développés atteignent parfois une longueur de 3 décimètres et une épaisseur de 6 millimètres; ils s'attachent aux pierres, à l'aide d'un crampon aplati en forme de patte circulaire. Ils sont formés d'un tronc principal ayant la consistance d'une gelée solide, élastique comme du cartilage, qui s'élargit vers le haut, puis s'amincit de nouveau, atteignant le maximum d'épaisseur vers son milieu. Dans sa partie inférieure, ce tronc est nu, ou couvert seulement de poils délicats et séparés; dans sa région supérieure, à mesure qu'il s'amincit, il se ramifie abondamment sur ses flancs. La figure 1, planche 1, représente un de ces individus bien développés, qui sont de vrais types. Il arrive parfois qu'à une certaine hauteur l'axe principal se divise tout à coup en plusieurs branches de même force, insérées presque au même niveau (fig. 8). Entre ces deux extrêmes, il y a de nombreuses formes de transition; l'une d'elles est dessinée figure 4. L'étude du développement montre que les formes qui s'écartent du type de la figure 1 ne sont point originelles, mais résultent, comme on le verra plus loin, de ce que les spores se sont développées dans des endroits exceptionnels.

Le thalle typique de l'*Hydrurus* est donc ramifié suivant le mode latéral, et les ramifications s'y élèvent quelquefois jusqu'au cinquième ordre.

Ce thalle consiste en une masse incolore, gélatineuse, dans laquelle sont plongées des cellules séparées. Plus ou moins ovoïdes, ces cellules sont formées par un protoplasma mi-partie incolore, mi-partie coloré. La partie incolore (*achroplasma*) est toujours tournée vers le bas ou vers l'intérieur du thalle. Elle se compose d'un protoplasma homogène, au sein duquel se voient des gouttelettes assez grandes, d'apparence oléagineuse, fortement réfringentes, comme on le voit figure 15. Ces gouttelettes rappellent la matière des cellules des Phéosporées et Fucacées, qui a été décrite et figurée pour la première fois par G. Thuret dans les Dictyotées, et notamment dans le *Dictyota dichotoma* (1). Dans ce protoplasma incolore, au fond de la cellule, se trouve un petit noyau, invisible pendant la vie de la plante, qui se laisse découvrir seulement à l'aide des réactifs sur les échantillons conservés dans l'alcool.

Dans la partie supérieure de la cellule, on voit un protoplasma coloré en brun (*chromoplasma*), qui forme le plus souvent une calotte au sommet même de la cellule, ou un large ruban faisant le tour, et qui ne laisse d'un côté qu'une fente plus ou moins large. Les contours de cette calotte ou de ce ruban sont parfois découpés en forme de dents (voy. les figures 5 et 10-15). La masse colorée est, comme d'habitude, entourée de toute part de protoplasma incolore. La matière colorante est un mélange de deux principes différents. L'un se décompose facilement, et se dissout immédiatement à froid dans l'alcool absolu, en le colorant en brun jaunâtre; l'autre est vert, et n'est autre que la chlorophylle (2). Sous ce rapport, l'*Hydrurus* ressemble aux *Fucus*, *Laminaria*, *Dictyota*, ainsi qu'aux Diatomées, toutes plantes que l'alcool rend vertes après quelques instants de contact, en se colorant en brun. Il faut

(1) G. Thuret, *Recherches sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des Algues* (*Ann. des sc. nat.*, 4e série, t. III, pl. 2, fig. 2, 1855).

(2) M. Nebelung a étudié les matières colorantes de l'*Hydrurus* dans : *Spectroscopische Untersuchungen der Farbstoffe einiger Süsswasseralgen* (*Botanische Zeitung*, 1878, p. 388 et 417). Ses observations spectroscopiques se rapportent au mélange obtenu avec l'alcool à chaud, lequel dissout à la fois le principe brun et la chlorophylle.

remarquer encore que, dans les thalles qui sont restés longtemps dans l'alcool, et dans lesquels les deux principes brun et vert se sont dissous successivement, la masse naguère colorée se distingue encore du reste du protoplasma par une plus grande homogénéité et par une légère teinte jaunâtre, tandis que le reste est transparent et incolore. Peut-être ce contraste résulte-t-il de quelque illusion d'optique.

L'*Hydrurus* se rapproche des Algues citées plus haut, non seulement par la solubilité de la matière brune, mais encore parce que, quand il s'altère, il commence tout d'abord par la perdre, en devenant vert. Ce changement de couleur s'opère dans l'*Hydrurus* aussi promptement que dans quelques délicates Phéosporées marines, comme les *Ectocarpus* et *Tilopteris*, qui, à peine retirées de l'eau, se décolorent. En se décomposant, l'*Hydrurus* répand une odeur fétide de hareng pourri. Il est évident que, dans les individus ainsi décomposés, on ne peut plus voir la structure cellulaire, et c'est ce qui explique pourquoi M. Berthold, dans son travail : *Sur la ramification de quelques Algues d'eau douce* (1), n'ayant à sa disposition que des matériaux en mauvais état, a exposé les choses d'une manière inexacte. Dans toutes les ramifications, comme dans l'axe principal, c'est la région moyenne qui est la plus épaisse, la base et le sommet qui sont les plus minces (voy. les fig. 2, 5 et 9, dans la branche la plus inférieure du côté droit).

Le sommet de toutes les ramifications est occupé par une seule cellule. Comme toutes les autres, cette cellule a son protoplasma coloré en haut, son protoplasma incolore en bas (fig. 5). Elle se divise par une cloison oblique à l'axe de croissance ; il en résulte qu'elle se partage en deux moitiés dissymétriques, dont l'une possède une plus grande partie de la masse brune et peu de protoplasma incolore, et l'autre juste le contraire. Après la division, les deux parties du noyau restent des deux côtés de la cloison oblique, au fond de la cellule. Ensuite la moitié inférieure croît inégalement des deux côtés. Dans la

(1) Berthold, *Untersuchungen über die Verzweigung einiger Süsswasseralgen* (*Nova acta*, XI, p. 167, 1878).

figure 6, c'est la moitié gauche qui croît beaucoup plus du côté droit que du côté gauche. Il en résulte qu'elle prend une forme cylindrique, et qu'elle porte à son sommet l'autre moitié de la cellule mère, qui, croissant également de tous côtés, n'a pas changé d'aspect. La cellule terminale, souvent plus grande que les autres avant la division, produit de la sorte une série de nouvelles cellules, qui glissent ensuite au-dessous d'elle en la soulevant.

Les cellules filles ainsi formées se divisent à leur tour, par une cloison oblique, en deux moitiés inégales, comme on le voit sur la figure 6, pour la troisième cellule à partir du sommet. Les deux parties peuvent ensuite, soit croître inégalement comme dans la cellule terminale, en glissant l'une sur l'autre (c'est le cas de la figure 6), soit se développer de manière à devenir plus ou moins ovoïdes et à se placer côte à côte, comme le montre la figure 5.

Toutes les cellules qui forment le thalle de l'*Hydrurus* se divisent toujours ainsi, par une cloison oblique, en deux moitiés dissymétriques, mais celles-ci se comportent ensuite de deux manières différentes : ou bien elles se superposent et le thalle s'allonge; ou bien elles se juxtaposent et le thalle s'épaissit.

Toutes les cellules ainsi formées se disposent d'ailleurs de telle façon qu'elles dirigent leurs parties colorées vers le sommet ou vers l'extérieur du thalle, leurs parties incolores vers sa base ou vers l'intérieur. Les cellules se trouvent toutes immédiatement au-dessous de la surface du thalle, comme on le voit sur les sections transversales, et comme M. Berthold l'a d'ailleurs très bien décrit. Ce n'est qu'exceptionnellement qu'une cellule fille arrive à l'intérieur du thalle ; elle ne paraît jamais s'y diviser et, par suite de l'allongement ultérieur du corps, elle se développe parfois en une cellule très longue, mince et pointue. On voit quelques-unes de ces cellules, qui ne prennent évidemment aucune part à l'accroissement du thalle, dans les coupes transversales de plantes âgées. Ces coupes sont toujours plus ou moins circulaires, car le thalle

entier est fusiforme. Par les progrès de l'âge, il s'y forme un vide au centre.

Une ramification quelconque provient de ce qu'une certaine cellule périphérique se divise en deux, par une cloison oblique à la surface, et que la moitié interne, en se développant inégalement, pousse en dehors la moitié externe (fig. 6). La moitié ainsi poussée en dehors se développe ensuite, comme toute cellule terminale, en formant un axe secondaire. Cette cellule croît par son sommet, et se divise comme il a été dit plus haut, mais toujours de telle sorte, que les divisions les plus rapides ont lieu vers le milieu de la longueur du rameau. Toutes les branches sont donc, comme l'axe principal, plus épaisses au milieu qu'à leurs extrémités.

Tout ce qu'on vient de dire s'observe aussi bien sur les individus vivants que sur les thalles qui ont été, avant toute trace de décomposition, plongés dans l'alcool. D'ailleurs, toute la journée durant, on ne voit pas se faire autre chose que la division des cellules, la formation des ramifications, et l'accroissement de toute la plante.

La seule mention qu'on trouve au sujet de la reproduction de cette plante est due à Rabenhorst (1), qui en dit, en 1868 : *Propagatio gonidiis agilibus*. Personne après lui n'a revu rien de pareil. M. Berthold se borne à déclarer qu'il n'a pas pu observer la plante vivante assez longtemps pour pouvoir vérifier l'assertion de Rabenhorst.

Comme beaucoup d'Algues ne produisent de zoospores et en général ne fructifient que pendant la nuit, n'ayant pu observer aucun phénomène reproducteur durant le jour, j'ai résolu d'épier l'*Hydrurus* pendant la nuit.

Mais, dès qu'on retire l'*Hydrurus* de l'eau pendant une journée chaude, il entre en décomposition comme on l'a dit plus haut ; de sorte qu'il est absolument impossible de le cultiver à la maison, comme cela se fait pour d'autres Algues. J'ai donc dû me rendre la nuit au lieu même où il croît. A cette

(1) Rabenhorst, *Flora europaea Algarum*, III, p. 50, 1868.

époque, je ne connaissais qu'un seul habitat de l'*Hydrurus*, c'était la vallée de Koscieliska. J'ai donc choisi une nuit succédant à une journée sombre, pensant que, si la reproduction est vraiment en rapport avec l'absence de lumière, elle doit commencer plus tôt dans ces conditions, et je me suis rendu sur place.

Je crois superflu d'entrer ici dans les détails de cette excursion. Je dirai seulement qu'en me mettant à l'eau toutes les dix minutes, je retirais du ruisseau, à l'aide d'une lanterne, des matériaux frais, pour les soumettre aussitôt à l'étude microscopique. D'autre part, je disposais de petites plantes, avec la pierre qui les portait, dans une fiole que je plongeais dans le courant à une profondeur telle, que l'eau pût s'y renouveler lentement, sans y provoquer de secousses. Vers onze heures, j'étais sur place et, après avoir installé l'atelier, j'ai commencé le travail.

Comme je m'étais aperçu que les plantes âgées, au fur et à mesure de leur croissance, perdaient leurs ramifications les plus basses, en dénudant et allongeant de plus en plus leur axe principal, c'est précisément sur ces branches inférieures caduques que j'ai porté mon attention.

Vers minuit, j'y ai aperçu les premiers phénomènes de transformation. Ils consistent en ce que la gelée qui enveloppe les cellules se gonfle de plus en plus, au point que ses contours disparaissent; elle devient une sorte de mucilage, et enfin se dissout complètement dans l'eau. Soustrait ainsi à la pression que l'enveloppe gélatineuse exerçait sur lui, le corps protoplasmique des cellules s'arrondit en sphère, sans aucun égard pour la forme antérieure des cellules (fig. 9). Ce phénomène de dissolution de la branche ne se passe pas à la fois dans toute sa longueur, ni dans tous les rameaux qu'elle porte; il est tellement irrégulier, que souvent le milieu de la branche ne s'est pas encore modifié, alors que son sommet et sa base sont déjà complètement dissous. Cette région médiane, ainsi détachée de la tige, est emportée tout d'abord par le courant.

La dissolution de la gelée a lieu principalement, mais non

exclusivement, dans les branches inférieures. Ce qu'on vient de dire de l'absence de toute règle dans la dissolution d'une branche et de ses rameaux peut se répéter de la plante tout entière. Si le phénomène se passe, par exemple, dans la région médiane d'un grand thalle, la plante se trouvera dépouillée de sa région supérieure. L'axe principal étant ainsi tronqué, plusieurs des branches insérées au même niveau sous la troncature prennent un développement prédominant, et la plante acquiert la forme représentée figure 8 ; on pourrait croire à une dichotomie ou à une polytomie. C'est de cette manière que prennent naissance toutes les formes qui s'écartent du type ordinaire, comme celle représentée figure 4. J'insiste sur cette circonstance et je la signale, quoiqu'elle soit très simple et bien facile à comprendre, parce que, comme on le verra plus loin dans la partie systématique de ce travail, on a attribué la valeur de caractères spécifiques à ces différences de forme, nées par hasard à un moment de la nuit.

Le corps protoplasmique des cellules prend donc la forme d'une sphère d'environ $0^{mm},0115$ de diamètre, dans la partie supérieure de laquelle se trouve une couche de protoplasma colorée en jaune brun (fig. 10). Ce sont des spores formées par rajeunissement. Tant qu'elles ne sont pas venues en contact avec l'eau, elles persistent dans la même forme. C'est seulement lorsqu'une partie considérable des petites branches se sont dissociées et que les sphères ont touché l'eau, qu'elles changent d'aspect. Elles prennent la forme d'un tétraèdre, à faces courbes, convexes en dehors. Je ne puis dire si, auparavant, la sphère protoplasmique n'exécute pas de mouvement amiboïde, car j'ai dû me borner à observer à un faible grossissement, et dans une goutte d'eau non recouverte; sous une lamelle, qui permet d'employer les forts grossissements, les spores meurent. Il me semble cependant qu'elle est toujours immobile.

Chaque sommet du tétraèdre s'allonge ensuite en forme de bec, dont il y a, par conséquent, quatre (fig. 11 et 12). Le protoplasma coloré, le chromoplasma, occupe un de ces

quatre sommets; il a la forme, tantôt et le plus souvent, d'une calotte (fig. 11), tantôt d'un ruban (fig. 12). Mais on rencontre aussi d'autres formes, et même des dispositions anormales que je ne veux pas citer ici.

Le phénomène qu'on vient de décrire s'est prolongé jusqu'à trois heures du matin, sans changements appréciables. Alors seulement, au fond du vase immergé dans le ruisseau, j'ai aperçu la modification représentée figure 7. Il est évident que, par une lente évolution, la partie médiane du protoplasma s'est séparée de la région externe ou *épiplasma*, sous forme d'une cellule munie d'une membrane, qui est l'origine d'un nouveau thalle. Une fatigue extrême m'a empêché d'observer plus longtemps. Mais la figure 13, qui représente la première cellule de l'*Hydrurus*, semble indiquer qu'il n'y a pas eu de lacune dans mes observations.

On peut trouver facilement de ces plantes formées d'une seule cellule, en prenant une pierre, nue en apparence, au fond d'une source qui abonde en *Hydrurus*. On y rencontre aussi de petits thalles de deux ou trois cellules (fig. 14 et 15). Dans leur voisinage on en voit de plus âgées, mais encore simples. Plus loin, d'autres laissent apercevoir les premières traces de ramification (fig. 2). Sur des spécimens encore plus âgés, on voit, sur les ramifications de premier ordre, pousser celles du second degré (fig. 3). Enfin, entre ces thalles et les individus complètement développés, il n'y a que des différences dans la grandeur et dans la richesse des ramifications.

Quant à l'ordre dans lequel les branches successives naissent de l'axe principal, il n'y a pas de règle qui n'admette d'exceptions. D'ordinaire, le jeune thalle se couvre de branches de bas en haut, à mesure qu'il s'allonge; de ces branches, les unes se développent plus vite et commencent à se ramifier plus tôt que les autres. Mais on rencontre aussi des dispositions différentes. Pour en donner quelque idée, je citerai un exemple. Un thalle de la dimension de celui de la figure 2, n'avait, sur le tiers de sa longueur à partir d'en bas, que quelques petites branches rapprochées, elles-mêmes ramifiées déjà deux

fois; dans tout le reste, et jusqu'au sommet, il était nu. En un mot, il n'y a point de règle absolue.

On peut donc résumer comme il suit l'histoire du développement de l'*Hydrurus*.

La spore, masse sphérique de protoplasma nu, privée de mouvement, se transforme en un tétraèdre à parois voûtées et à sommets étirés en forme de becs. Par une lente évolution, il se forme à l'intérieur de ce tétraèdre une cellule nouvelle, pourvue d'une membrane. Celle-ci, en grandissant et en se divisant, donne naissance à un thalle ramifié suivant le mode latéral. Chaque cellule de ce thalle, rendue libre par la dissolution de la membrane gélatineuse, devient une spore.

Dans ce développement, une seule circonstance attire l'attention. C'est la formation de ces prolongements protoplasmiques en forme de becs au sommet d'un tétraèdre, qui provient lui-même d'une spore sphérique. Dans les conditions de vie de l'*Hydrurus*, cette transformation de la spore est évidemment une adaptation au milieu. La spore sphérique, emportée par le courant, roulerait sur les pierres sans y trouver d'appui; tandis qu'à l'aide de ses crochets, mous il est vrai, mais pointus et visqueux, elle peut s'attacher à quelque aspérité du fond et y trouver un premier point d'appui pour sa croissance ultérieure.

II. — Histoire du genre et des espèces.

A ce qu'il me semble, Villars est le premier qui ait mentionné et décrit l'*Hydrurus*, dans le troisième volume de son *Histoire des plantes du Dauphiné*, paru en 1789. Il le nomme *Conferva fœtida*. Sa description n'est ni bonne, ni intéressante. Une première bonne description, la meilleure même jusqu'au dernier travail de M. Berthold, a été donnée par Vaucher, en 1803, dans son excellente *Histoire des Conferves d'eau douce*. Ch. Agardh a créé, en 1824, un genre nouveau, qu'il nomme *Hydrurus* et qu'il caractérise de la manière suivante : *Frons gelatinosa, filis coadunatis hyalinis, granula*

elliptica seriatim continentibus, composita (1). Cette caractéristique est complètement inexacte, et inexcusable, même pour l'époque. Ce botaniste divise ensuite les synonymes qui existaient déjà en deux groupes, d'après la disposition des ramifications du thalle, et crée pour eux deux noms d'espèce : *H. Vaucherii* et *H. penicillatus*.

Schübler en ajoute une troisième, quatre ans plus tard, et donne une longue description de cet *H. crystallophorus*, comme il le nomme (2).

Agardh, le père, multiplie encore les espèces en décrivant un *H. Ducluzelii* (3). A peu près à la même époque, se basant sur la description de Roth, Wallroth crée le *H. Rothii* (4).

Kützing, en 1843, distingue déjà sept espèces. Mais, qui s'est donné, comme moi, la peine inutile d'en comparer les descriptions, a dû se convaincre qu'on peut, pour la plupart, les déterminer en mesurant chaque spécimen donné. En commençant par le *H. Leiblenii*, qui doit avoir 1/2 pouce à 1 pouce de long, et, en passant par toutes les mesures intermédiaires, on arrive aux espèces qui ont un demi-pied de longueur (5).

C'en était trop, même pour Rabenhorst, qui n'admet plus que trois espèces, mais qui distingue dans l'une d'elles neuf sous-espèces (6).

Enfin M. Kirchner n'admet qu'une seule espèce, mais il y distingue sept sous-espèces.

Quant à moi, me basant sur l'histoire du développement, qui explique la si grande variabilité du thalle, j'ai acquis la certitude qu'il n'y a qu'une seule espèce décrite jusqu'à présent et que tous les autres noms ne sont que des synonymes.

(1) Agardh, *Systema Algarum*, p. XVIII.
(2) *Flora*, 1828, p. 65 et 113.
(3) *Conspectus Diatomacearum*.
(4) *Flora germanica*, IV, p. 12.
(5) Kützing, *Phycologia generalis*, p. 155, 1843.
(6) Rabenhorst, *Flora europaea Algarum*, III, p. 34, 1868.

III. — AFFINITÉS.

C'est un signe caractéristique des travaux modernes qui se servent de la méthode de comparaison, d'essayer, à chaque fait nouvellement découvert, de le mettre à côté des autres déjà connus et de tirer de cette comparaison quelques idées générales. La chose est encore plus nécessaire, quand la plante dont il s'agit n'est ni une Phanérogame ni une Archégoniée; car, dans le domaine des Algues et des Champignons, la systématique des organismes n'est pas encore fixée, les plus célèbres représentants de la science ne s'accordant pas sur les bases mêmes de la classification.

Appartenant à l'école de M. de Bary, je suis tout à fait d'avis de regarder les Algues et les Champignons comme deux groupes assez distincts, les Champignons étant conçus toutefois de manière qu'on n'y rattache ni les Myxomycètes, ni les Bactériacées. Pour ce qui est des Algues, je ne suis pas cependant tout à fait de l'opinion que M. de Bary vient d'exprimer depuis peu (1). Pourquoi je diffère de son avis, en quoi je m'en écarte, c'est ce que je voudrais préciser ici en traitant des affinités de l'*Hydrurus*.

En cherchant les Algues qui se rapprochent le plus de l'*Hydrurus*, j'en trouve une récemment décrite par mon ami M. Woronine : c'est la plante qu'il a nommée *Chromophyton* (2).

C'est une Algue qui recouvre la surface des eaux d'une poussière vert jaunâtre ou brunâtre. Cette poussière est formée de petits thalles sphéroïdes, composés d'abord d'une seule cellule, plus tard, à la suite de divisions, de huit cellules plongées dans une masse gélatineuse. Cette masse dépasse le niveau de l'eau, et n'y plonge qu'à l'aide d'un petit tube qui la termine par en bas. Chaque cellule de ce thalle contient un protoplasma incolore et une couche de chromoplasma. Ce dernier forme une sorte de cupule, occupant une partie de la surface de la sphère; outre le principe vert, il renferme une matière colo-

(1) De Bary, *Zur Systematik der Thallophyten* (*Botanische Zeitung*, 1880).
(2) Woronin, *Chromophyton Rosanowii* (*Botanische Zeitung*, 1880, p. 625).

rante brune, facilement soluble dans l'alcool. Le protoplasma incolore contient une substance réfractant fortement la lumière, que M. Woronine signale en ces termes : « La substance plasmique incolore possède une réfringence beaucoup plus forte et prend, par suite, l'aspect d'une goutte d'huile ». Sous l'influence de l'eau, la masse gélatineuse qui recouvre toute la plante se dissout. Les cellules dénudées, mises ainsi au contact direct du liquide, deviennent des zoospores munies d'un seul cil vibratile. Ces zoospores se fixent à la surface de l'eau, sécrètent la matière mucilagineuse et, par division, donnent naissance à autant de thalles de huit cellules.

En outre M. Woronine a vu que, vers l'automne, les zoopores se recouvrent d'une membrane plus solide et que, dans cet état, elles peuvent hiverner. Il les a trouvées hivernant dans les feuilles de *Sphagnum*, et il semble admettre que c'est un phénomène normal pour le *Chromophyton* de chercher asile pour l'hiver dans les petites cavités qu'il trouve dans les feuilles de cette Mousse. Sur ce point, je suis tout à fait d'un avis contraire. Depuis que Rœper, dans ses *Recherches sur les cellules des Sphagnum et leurs spores* (1), a trouvé dans les cellules perforées des *Sphagnum* le *Rotifer vulgaris*, on y a rencontré diverses plantes, mais jusqu'à présent pas une seule qui ne nicherait exclusivement que là. Que les zoospores du *Chromophyton* puissent pénétrer dans ces cellules et s'y développer, c'est ce dont il n'est pas permis de douter, après la description de M. Woronine. Mais je sais, par mon expérience personnelle, que le fond des eaux que couvre en été le *Chromophyton* peut aussi servir d'abri à ses spores pendant l'hiver.

Il faut que j'ajoute encore que je connais bien, et déjà depuis quelques années, cette plante, et que les deux formes distinctes dont parle M. Woronine sont deux espèces différentes. La forme à grandes cellules et à chromoplasma brun, que j'ai trouvée dans les eaux du Tatra, semble être propre aux contrées froides et on peut lui attribuer le nom donné par M. Woronine : *Chr.*

(1) *Ann. des sc. nat.*, 2e série, t. X, p. 314, 1836.

Rosanowii. La forme à petites cellules et à chromoplasma vert jaunâtre, que j'ai rencontrée aussi dans les serres du Jardin botanique de Cracovie et qui paraît provenir des contrées chaudes, est pour moi une espèce nouvelle, et je la nomme *Chr. virens*.

En attendant, je mentionnerai que ces cellules, dès qu'elles sont venues en contact avec l'eau, se mettent à exécuter des mouvements amiboïdes très distincts, et que la cellule se divise ordinairement, quoique non exclusivement, par une cloison oblique. C'est là un détail minutieux, mais non indifférent, au point de vue de l'affinité avec l'*Hydrurus*. Il me semble qu'il en est de même souvent chez le *Chr. Rosanowii*; c'est du moins ce que je conclus de la figure 10 du mémoire de M. Woronine.

TABLEAU COMPARATIF DES ANALOGIES ET DES DIFFÉRENCES DES GENRES « HYDRURUS » ET « CHROMOPHYTON ».

Hydrurus.	*Chromophyton*.
1. Le thalle est filiforme et ramifié latéralement.	1. Le thalle est sphéroïde et non ramifié.
2. Il se compose d'un nombre indéfini de cellules.	2. Il se compose de huit cellules.

3. Les cellules qui composent le thalle se ressemblent sous tous les rapports, et leurs membranes gonflées et gélatineuses forment une matière homogène dans laquelle les corps protoplasmiques semblent plongés.
4. Les cellules sont formées de protoplasma incolore et de chromoplasma.
5. Le chromoplasma est étalé en forme de couche.
6. Outre la chlorophylle, le chromoplasma contient encore la phycoxanthine.
7. Le produit ternaire de l'assimilation n'est jamais de l'amidon; il constitue probablement le principe fortement réfringent dont il a été question plus haut (glucose?).
8. Par suite de la dissolution dans l'eau de la substance gélatineuse commune, les corps protoplasmiques s'isolent et deviennent des spores.
9. Toutes les cellules assimilatrices sont en même temps des cellules reproductrices, des spores.

10. Les spores sont immobiles; elles ont la forme de tétraèdres avec des becs au sommet.	10. Les spores sont des zoospores, munies d'un seul cil vibratile.

11. Toute spore donne naissance à une plante nouvelle.
12. La plante hiverne à la façon d'un organisme unicellulaire.

Les différences qui séparent ces deux genres sont, comme on voit, d'ordre tout à fait secondaire; elles se réduisent à une

forme différente du thalle, à un nombre différent des cellules qui le constituent, enfin à quelques différences dans les spores. Ces dernières différences dépendent évidemment d'une adaptation différente à un mode de vie particulier.

Je réunis donc ces deux genres en une même famille, que j'appelle les *Syngénétiques*. Ce nom veut dire que toutes les cellules du thalle se transforment en même temps en spores, ce qui est, selon moi, un caractère essentiel de cette famille.

Ainsi caractérisées, les Syngénétiques se rapprochent, suivant moi, d'un côté des Diatomées, de l'autre des Phéosporées; elles sont le premier chaînon qui montre la parenté de ces deux groupes, aujourd'hui si distincts.

Les Diatomées se distinguent essentiellement des Syngénétiques en ce que leurs membranes cellulaires sont siliceuses et formées de deux moitiés emboîtées. Sous le rapport de la constitution du corps protoplasmique, la ressemblance est complète. Elle se montre en ce que, dans beaucoup de Diatomées (*Schizonema*, *Homœocladia*, etc.), les cellules, réunies par une matière mucilagineuse, forment des thalles ramifiés de diverses façons. Je ne cite ce fait que pour ceux qui attachent la plus grande importance à l'aspect extérieur; quant à moi, je n'y donne pas grande valeur.

La parenté existe pour moi en ce que le chromoplasma de la cellule forme, dans les deux cas, une couche colorée à la fois par la chlorophylle et la phycoxanthine (1), en ce que jamais le produit de l'assimilation n'apparaît dans la cellule sous forme d'amidon, mais bien comme une substance particulière de composition inconnue, réfractant fortement la lumière. Enfin, et c'est le point le plus important, il y a analogie dans la reproduction, surtout si l'on considère des Diatomées comme les *Melosira* et *Achnanthes*, où tout le protoplasma de la cellule quitte la membrane, s'échappe au dehors et devient une spore, puis une nouvelle cellule, qui par division reproduit un thalle filiforme. En un mot, dans le cas le plus simple, ce qu'on

(1) D'après les recherches de M. Nebelung, la matière colorante des Diatomées n'est pas spectroscopiquement identique à la phycoxanthine.

appelle l'*auxospore* des Diatomées présente une analogie complète avec la spore de l'*Hydrurus*. Dans les deux cas, il y a également un changement de forme.

D'autre part, par leur *Chromophyton*, qui possède des zoospores, les Syngénétiques se rapprochent des Phéosporées. Ce groupe contient les genres qui se trouvent sur les divers degrés de l'échelle de développement qui relie les Cutlériées aux Fucacées. Cependant je crois que M. de Bary juge mal la question en plaçant ce groupe en partie parmi les Isogames, en partie parmi les Oogames. Car, dans l'état actuel de la science, on peut supposer qu'une partie considérable de ces Algues sont asexuées. C'est à ces types inférieurs que je pense, en parlant de leur parenté possible avec les Syngénétiques.

Je considère que cette parenté se trahit par l'analogie de structure de la cellule. Il se peut que les travaux ultérieurs sur le principe brun, qui est plus soluble dans l'alcool à froid que la chlorophylle, viennent établir qu'il n'est pas autre chose que le premier produit de l'assimilation par la chlorophylle. S'il en est ainsi, la parenté se basera d'abord sur ce fait, puis sur l'absence constante de l'amidon dans les cellules. Les différentes familles des Phanérogames nous fournissent des exemples analogues. Il suffit de citer les Crucifères, que l'on reconnaît au goût.

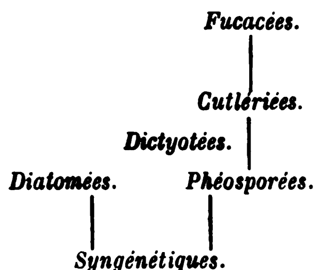
En me basant sur cette structure uniforme de la cellule, je regarde toutes les Phéosporées comme formant un seul groupe, qui renferme par conséquent aussi les Dictyotées de Thuret. C'est sur ce point que M. de Bary me semble être inconséquent, en mettant dans sa classification, sous le nom de Phéophycées, les Phéosporées, les Cutlériées et les Fucacées, tandis qu'il accorde aux Diatomées une place à part à côté des Conjuguées, bien qu'avec doute. Il est vrai que l'absence de familles intermédiaires rend difficile la mise en évidence de cette ressemblance. J'ai la conviction profonde que parmi les Algues d'eau douce, soit déjà décrites, soit encore à découvrir, il se trouvera des chaînons qui rattacheront de plus en plus intimement l'*Hydrurus* aux Phéosporées.

Je ne développerai pas cette question. J'en ai dit assez pour ceux qui connaissent les faits et qui n'ont pas d'idées préconçues, et pour les autres il serait inutile de raisonner davantage.

En résumé, toutes les Algues brunes qui contiennent, à côté de la chlorophylle, la matière colorante brune soluble à froid dans l'alcool, forment un grand groupe dans la classe des Algues. Elles ont été réunies déjà, en 1871, par M. Œrstedt, dans son livre : *Lövsporeplanterne*, sous le nom de *Mélanophycées*. Mais ce nom de Harvey a désigné déjà un groupe plus petit et autrement limité, correspondant à ce que M. de Bary nomme aujourd'hui *Phéophycées*. Il semble donc nécessaire de créer un nom plus général pour les Algues brunes, groupées d'après l'idée d'Œrstedt. Je propose la brève dénomination de *Phéoïdées*.

Les Phéoïdées embrassent donc les familles suivantes :

1. *Diatomées*. — 2. *Syngénétiques*. — 3. *Phéosporées : agames*, *isogames* et *oogames*. — 4. *Cutlériées*. — 5. *Fucacées*. — 6. *Dictyotées*, familles dont les liens de parenté peuvent s'exprimer ainsi :



IV. — CLASSIFICATION

M. Woronine n'ayant pas donné la diagnose spécifique de son *Chromophyton*, je la résume ici; les rapports des deux genres seront de la sorte mis en relief.

SYNGENETICÆ.

Thallophyta, agame, cellulis in muco gelatinoso communi immersis composita. Cellulæ plus minus ellipsoideæ earum chromoplasma brunnea aut virescens. Tempore multiplicationis mucus gelatinosus liquefiens hoc modo cellulas vege-

tativas dissolvit; quæ dissolutæ in sporas transformantur. Sporæ initio particulæ plasmatis nudæ, formam multis modis mutantes, motu spontaneo præditæ aut immobiles, tum, per divisionem successivam, plantæ perfectæ fiunt.

Plantæ aquaticæ aut in superficie aquarum aerea vegetantes.

CHROMOPHYTONEÆ

Cellula vegetativa, tempore multiplicationis, in unam nudam, nucleo, vacuolâ contractili (?), cilio longo et chromoplasmate præditam, in aquâ mobilem, zoosporam transformatur.

CHROMOPHYTON

Thallus globosus, pulveraceus, octocellularis, aerobius, natans.

HYDRUREÆ

Cellula vegetativa, tempore multiplicationis, in unam nudam, nucleo, chromoplasmate præditam, tetraedricam, in angulis rostratam, immobilem sporam transformatur.

HYDRURUS

Thallus solidus, ex uno podio divisus, multicellularis, hydrobius, adnatus.

HYDRURUS FŒTIDUS (Vill.) Kirch.

Thallus hydrobius, lubricus, disco conico affixus; elongatus; usque ad tres decimetros longus; ex uno podio principali, in medio latissimo, ramos laterales emittens; inferne simplex, plerumque nudus; primo intuitu gelatinosus, in tactu duriusculus sed elasticus; solidus aut rarissime senilitate cavescens; semipellucidus, ochraceus; superne aut simplex aut penicillatus varioque modo divisus; semper totâ suâ superficie, ramulos minores, filamentis tenuissimis obtectos, ex olivaceo fuscos aut nigros, producens.

Conferva fœtida Vill., *Hist. des plant. du Dauph.*, vol. III. Grenoble, 1789, p. 1010, gen. 539, sp. 3.

C. myurus Broussonnet, Cfr. *Ag. sp. Alg.*, p. 24.

Rivularia confervoides Roth., *Tent. fl. germ.* III, Lipsiæ 1808, p. 545, sp. 2. Exclus. om. syn.

Ulva intestinalis Giraud de Chantr., *Recherches chim. et micr. sur les Conferves, Bisses, Trem.*, etc. Paris, 1802, t. I, f. 2.

Ulva fœtida Vauch., *Histoire des Conferves*, Genève, 1803, p. 244, n. 3, Tb. XVII, f. 3.

Batrachospermum myosorus J. A. Ducluzeau, *Essai sur l'hist. nat. des Conferves de Montpel.*, 1805, p. 76.

Rivularia fœtida De Candolle, *Flore franç.*, Paris, 1805, II, p. 5.

Batrachospermum fasciculatum de Candolle, *l. c.*, p. 58.

Batrachospermum Myurus Lam. et De Candolle, *Synopsis plant. in flora gall. descr.*, Paris, 1806, p. 12, n. 146.

Tremella myosurus Lyngb., *Flor. Dan.*, t. 1604.

Rivularia Myurus Moug. et Nest., *Stirp. Cryp. Vogesorhen.* exs. n. 500. Cfr. *Ag. sys. Alg.*, p. 24.

Palmella myosurus Lyng., *Tentamen Hydrophyt. dan.*, Hafniæ, 1819, p. 203, n. 68.

Hydrurus Vaucherii C. Agardh., *Syst. Algarum*, Lundæ, 2824, p. 24, n. 1.

H. penicillatus Ag., *l. c.*, p. 24, n. 2. Kütz., *Tab. phyc.*, I, p. 23. Tb. 33, fig. 1-4.

H. Vaucherii Leiblen., *Verzeichniss der Algen.* Würzburg. *Flora*, 1827.

Coccochloris Myosurus Sprengel, *Systema veget.*, vol. IV, pars I. Gottingæ, 1827, p. 373, gen. 3445, sp. 9.

Cluzella Myosurus Bory, *Dict. class.*, IV, p. 234. Cfr. Duby, *Bot. gall.*, II, Parisis, 1828, p. 963.

Cluzella fœtida Bory. Cfr. Duby, *Bot. gall.*, II, 963.

Hydrurus crystallophorus Schübler, *Flora*, 1828, p. 65, et Kütz. *Tab. phyc.*, I, p. 24, Tb. 35, II.

Palmella vermicularis Ag., *Consp. crit.*, p. 30.

Hydrurus Ducluzelii Ag., *Consp. crit. Diatomacearum.* Lundæ, 1830-32, cfr. Kütz., *Phyc. gen.*, p. 178 et Tab. I, p. 23. Tb. 34, III.

H. Rothii Wallr., *Flor. cryp. germ.* Norimbergæ, 1833, p. 12, n. 1108.

H. irregularis Kützing., *Actien.*, 1835-36, cfr. *Phyc. gen.*, p. 178, n. 7, et *Tab. phyc.*, I, p. 24, Tb. 34, IV.

H. sporochnoides Kützing, *Phycologia generalis.* Lipsiæ, 1843, p. 178, n. 4, et *Tab. phyc.*, I, p. 24. Tb. 35, I.

H. Vaucherii Kütz., *l. c.*, p. 178, n. 2. Tb. 4, fig. VII, et *Tab. phyc.*, I, Tb. 34, II.

H. Leiblenii Kütz., *l. c.*, p. 177, n. 1, et *Tabulæ phyc.*, I, p. 23. Tb. 34, II.

H. flagelliformis Kütz., *Tabulæ phycol.*, v. I, Nordhausen, 1845, p. 24, n. 170. Tb. 36, et *Tab. phyc.*, I, p. 24. Tb. 36, I.

H. vermicularis Trevisan, *Algæ coccot.*, p. 76, n. 29.

H. penicillatus (*b*) *crystallophorus* et (*c*) *irregularis* Rab enh., *ryptogamen Flora*, II, Leipsig, 1847, p. 70, n. 5064.

H. parvulus Næg. in Kütz., *species Alg.*, Lipsiæ, 1859, p. 232, n. 1.

H. olivaceus Næg. in Kütz., *Sp.*, p. 892.

H. penicillatus Ag. (*h*) *subramosus* Wartm. in Rabenh. *Alg. exs.*, n. 1094.

H. fœtidus (Vill.). Kirch., *Krypt. Flora von Schlesien.* Breslau, 1878, p. 106, n. 148.

J'ai réduit toutes les espèces décrites jusqu'à présent à une seule : l'*Hydrurus fœtidus*. Après ce qui a été dit de l'histoire du développement de cette espèce, c'est une chose assez simple à comprendre dans la plupart des cas. Je dois signaler seulement que les noms *H. crystallophorus* et *irregularis*, à en juger d'après les figures, s'appliquent à des individus qui, par suite d'une abondante fructification, ont perdu beaucoup de ramifi-

cations et peut-être une certaine partie du thalle; d'où vient leur aspect bizarre. J'en ai trouvé de pareils après de grandes pluies, qui avaient fait déborder les ruisseaux et accéléré leur cours.

L'*Hydrurus flagelliformis* seul, à en juger d'après le dessin de Kützing, se distingue par une telle régularité de ramifications, que, si tous les individus qui sont décrits sous ce nom ont vraiment un tel aspect, je n'hésiterais pas à en faire une espèce à part, même si leur développement et leurs autres caractères étaient les mêmes que ceux de l'*Hydrurus fœtidus*.

Dans ce travail, j'ai basé la parenté d'un groupe sur la structure de la cellule. Je suis sûr que, même dans de plus petites familles d'Algues, ce caractère, joint à l'histoire du développement, prendra une place de plus en plus importante dans la classification. Il est vrai que c'est un caractère physiologique, et la classification doit, dit-on, reposer sur des considérations purement morphologiques. Mais est-ce que la forme est autre chose que la pleine expression de toutes les influences auxquelles la plante a été exposée durant sa vie, et des phénomènes physiologiques qui en résultent? Et où donc ces phénomènes se reflètent-ils mieux que dans la structure de la cellule?

La classification n'aura pas dit son dernier mot tant qu'elle ne sera pas parvenue à concentrer toute la physiologie dans la morphologie.

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE 1.

Dans toutes les figures, le chromoplasma est marqué d'une teinte plus sombre.

Fig. 1, 4 et 8, port de la plante, en grandeur naturelle. — La figure 1 représente un individu type, dont l'axe principal est le mieux développé. — La plante fig. 4 a deux branches presque égales ; la troisième branche, du côté gauche, est évidemment avortée. Chacune des deux grosses branches se termine par un pinceau de ramifications. — La figure 8 représente un individu dont l'axe principal a été remplacé par plusieurs axes secondaires disposés en pinceau.

Fig. 2 et 3. Plantes jeunes. Dans la figure 2, on voit sur l'axe principal se for-

mer les premières ramifications. Dans la figure 3, les rameaux de premier ordre sont déjà veloutés par l'apposition de rameaux de second degré; d'où un passage immédiat à la figure 1.

Fig. 5. Extrémité d'un rameau d'ordre quelconque, en coupe longitudinale optique; elle représente le type normal de la division des cellules.

Fig. 6. Sommet d'un rameau en voie de croissance, montrant le mode d'arrangement des cellules.

Fig. 7. Première cellule d'un nouvel individu, produite au sein d'une spore tétraédrique transformée en sporange.

Fig. 9. Une branche du thalle, au moment de la dissolution des membranes gélifiées; les corps protoplasmiques des cellules, ainsi séparés, s'arrondissent en sphères.

Fig. 10. Une spore sphérique aussitôt après sa mise en liberté.

Fig. 11 et 12. Cette même spore, après un séjour de quelques heures dans l'eau, quand elle a pris la forme tétraédrique. Le chromoplasma a la forme d'une calotte.

Fig. 13, 14 et 15. Jeunes individus formés de une, deux et trois cellules, partis de l'état fig. 7 et s'acheminant vers l'état fig. 2.

RECHERCHES

SUR LE

DÉVELOPPEMENT DE L'ANTHÈRE ET DU POLLEN

DES ORCHIDÉES

Par M. Léon GUIGNARD,
Docteur ès sciences.

Les observations dont le pollen des Phanérogames a été l'objet dans ces dernières années ont montré que son mode de formation est conforme au processus ordinaire de la division des cellules. On a pu remarquer cependant que les cellules mères du pollen présentent, dans la marche de la division, des différences qui sont en rapport avec la place occupée par les plantes dans la série végétale.

Tantôt, en effet, la cellule mère se partage d'abord en deux cellules filles par une cloison formée entre les deux nouveaux noyaux, après quoi chacune des cellules filles se partage de même; tantôt, au contraire, il ne se fait pas de cloison entre les deux noyaux secondaires, qui se divisent en quatre noyaux tertiaires, et ce n'est qu'après la deuxième bipartition nucléaire que la formation des cloisons est simultanée et définitive. A une ou deux exceptions près, ces deux modes de formation sont caractéristiques, le premier des Monocotylédones, le second des Dicotylédones.

Il était à supposer qu'en raison du petit nombre des cas observés, des faits analogues pourraient se rencontrer dans les nombreux groupes qui n'ont pas encore été examinés. En envisageant la structure bien connue du pollen à la maturité dans plusieurs familles, et en tenant compte des données que, malgré leur inexactitude, les anciennes observations peuvent fournir à ce sujet, on pouvait prévoir aussi l'existence d'autres particularités intéressantes dans le cours du développement.

Comment, par exemple, se forme le pollen en tétrades de certaines plantes, et notamment des Orchidées? Les obser-

vations de Reichenbach (1) et celles plus récentes de Hofmeister (2), qui n'étaient pas sans valeur à l'époque où elles ont été faites, ne sauraient plus avoir aujourd'hui qu'un intérêt rétrospectif. Une étude dans ce sens pouvait paraître, au premier abord, d'autant plus instructive que le pollen des Orchidées présente, suivant les tribus considérées, une forme et une structure assez variables. Il est à remarquer, en outre, que les auteurs qui ont publié des travaux sur l'anthère, ou bien n'ont pas observé cet organe dès les premières phases de son développement chez les Orchidées, et n'ont figuré que des états correspondant à un âge où le pollen est déjà tout formé, ou bien en ont donné des descriptions inexactes.

On sait aujourd'hui, depuis les travaux de M. Warming, que les cellules mères du pollen des Phanérogames tirent leur origine de l'assise cellulaire qui est située, dans le plus jeune âge, immédiatement sous l'épiderme des quatre renflements longitudinaux de la jeune anthère, qui correspondent à ses quatre futures logettes. On avait admis auparavant que, dans chacun des quatre bourrelets longitudinaux de l'anthère et suivant leur longueur, une file de cellules se différenciait des autres par un accroissement plus fort et un ralentissement des divisions qui, dans le méristème environnant, continuent à se succéder rapidement. Par suite de divisions répétées dans toutes les directions, cette file cellulaire donnait un massif allongé de cellules mères de polen. M. Warming ayant montré que les cellules mères forment, non une file d'abord simple, mais une vraie couche parallèle à l'épiderme et plus ou moins étendue en largeur selon les plantes, tout portait à croire que, malgré l'opinion contraire de Hofmeister, il en est aussi de même chez les Orchidées, bien qu'elles n'eussent pas été examinées par le premier de ces auteurs : « Je ne connais pas, dit-il, par des observations personnelles, le développement de

(1) H. G. Reichenbach, *De pollinis Orchidearum genesi ac structura*, etc., Leipzig, 1852.

(2) Hofmeister, *Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen*, 1866.

l'anthère des Orchidées, mais il me semble que l'étude doit en être très favorable pour la connaissance des assises de cellules mères (1). »

Dans son travail sur la fleur des Orchidées, M. Wolff n'a pas précisé l'origine des cellules mères, bien qu'il ait écrit ces mots touchant les Ophrydées : « Les grandes cellules mères du pollen apparaissent sur une coupe transversale, à un petit grossissement, comme des rayons médullaires qui s'écartent des deux côtés de la cloison de séparation de chaque moitié de l'anthère (2). » Quant aux figures données par Hofmeister, elles parlent contre ses propres paroles et contre l'opinion généralement admise à cette époque sur la question.

A un autre point de vue, l'étude de la formation du pollen présente actuellement un intérêt particulier, en présence des idées contradictoires sur le mode d'accroissement de la membrane cellulaire, et aussi des recherches récentes de M. Treub sur l'origine des enveloppes du pollen des Cycadées (3). Il est à croire qu'elle contribuera pour une bonne part à trancher la question de savoir si la théorie de l'intussusception doit céder la place à celle de l'apposition, que des travaux récents viennent de faire revivre.

Examinons successivement la formation des cellules mères et celle des grains de pollen.

§ 1.

Pour étudier le développement des cellules mères du pollen, il faut examiner des fleurs extrêmement jeunes, car les différentes parties de l'anthère se différencient de très bonne heure. J'ai choisi pour cela des espèces chez lesquelles la disposition définitive des cellules mères est variable, afin de voir par cela

(1) Warming, *Untersuch. über pollenbildende Phyllome und Kaulome* (*Bot. Abhandl. Hanstein*, Bonn, 1873).

(2) Wolff, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Orchideenblüthe* (*Pringsh. Jahrb.*, t. IV, p. 267, 1865).

(3) Treub, *Recherches sur les Cycadées* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XII, 1881).

même si ces variations correspondent à des différences originelles.

C'est chez les Ophrydées et les Néottiées, que la marche du développement se prête le mieux à l'observation.

Quand on examine des coupes transversales de l'anthère d'*Orchis maculata* ou d'*O. mascula*, au moment où les deux moitiés sont distinctes et où commence à peine à l'extérieur la proéminence dorsale correspondant au connectif, on voit, sous un épiderme à cellules carrées, des assises cellulaires dont les cloisons se correspondent. La première assise, au contact de l'épiderme, offre les mêmes caractères que la seconde; l'une et l'autre dérivent, à en juger par la disposition de leurs cellules et la direction des cloisons, d'une seule et unique assise sous-épidermique primitive. Leurs éléments sont à peine plus grands que ceux du reste de l'anthère.

Sur une coupe un peu plus âgée (pl. 2, fig. 1), on constate qu'en même temps que l'épiderme s'est accru par des divisions radiales, plusieurs des cellules de l'assise sous-épidermique se sont déjà allongées tangentiellement. Dès ce moment, les éléments de la seconde assise se distinguent par leur volume plus marqué; ils forment, sur la coupe transversale, une couche de cinq à six cellules qui sont les cellules mères primordiales du pollen (fig. 1, *cm*).

Peu de temps avant les premières segmentations des cellules mères, il apparaît dans chacun des éléments de l'assise sous-épidermique une cloison tangentielle, d'où résultent deux nouvelles assises de cellules aplaties, dans lesquelles se produisent ensuite des divisions radiales au fur et à mesure que l'anthère grossit (fig. 1 et 2).

Les cellules mères primordiales se divisent suivant des plans rectangulaires; à la direction des cloisons, on reconnaît facilement les éléments qui dérivent de chacune d'elles. Les segmentations sont plus actives vers le milieu de la couche formée par elles qu'aux deux extrémités (fig. 2). Chacun des groupes, dont le nombre correspond à celui des cellules mères primordiales, se reconnaît à la cloison externe qui commence à s'épaissir :

ainsi se forment les *massules* des cellules mères de pollen des Ophrydées, plus ou moins nombreuses suivant les espèces (fig. 3).

Dès lors, les cellules mères secondaires, dont le nombre définitif est atteint rapidement, grandissent en se remplissant d'un protoplasma finement granuleux, également réparti dans la cavité cellulaire dont le centre est occupé par le noyau.

Pendant ce temps, la deuxième assise cellulaire, située immédiatement au contact des massules, divise tangentiellement ses cellules, pour donner du côté interne l'assise particulière (endothèque), qui dans la plupart des cas revêt des caractères bien tranchés et bien différents des autres couches de la paroi de l'anthère (fig. 4, $_3$). Ici, par contre, elle se différencie peu de l'assise adjacente et paraît interrompue aux points correspondant aux cloisons épaisses et réfringentes qui séparent les massules ; mais les noyaux de ses cellules sont néanmoins un peu plus volumineux et se colorent plus vivement que ceux des assises externes. La paroi de l'anthère, sur le dos des massules, comprend ainsi trois assises cellulaires revêtues par l'épiderme (fig. 4, $_{1, 2', 3'}$).

A l'époque de la maturité, l'assise sous-épidermique ne devient pas fibreuse, comme dans la plupart des anthères ; ainsi que l'a indiqué et figuré M. A. Chatin, les cellules épaississent seulement leurs parois, et cela à des degrés divers dans la tribu des Ophrydées (1).

Les massules des Ophrydées dérivent donc des cellules mères primordiales dont l'ensemble forme, sur la coupe transversale, quatre couches distinctes faiblement arquées, correspondant aux quatre logettes de l'anthère. Une telle origine pouvait même être prévue à la seule inspection des figures de Reichenbach concernant l'*Orchis Morio* et le *Physurus pictus* (*loc. cit.*, fig. 1 et 2, et fig. 21).

On arrive à une conclusion semblable quand on suit le développement de l'anthère dans d'autres tribus. Dans le

(1) A. Chatin, *De l'anthère*, 1870, p. 25, fig. 10', 12', pl. XXXII.

Neottia ovata, par exemple, la paroi externe des loges se compose également, à un moment donné, de trois assises de cellules sous-épidermiques, dont la plus interne, immédiatement au contact des cellules mères, a une origine semblable à celle de l'*O. maculata*. Mais cette assise revêt ici des caractères beaucoup plus tranchés, car tandis que les deux autres s'aplatissent, ses cellules grandissent, prennent la forme carrée, se remplissent d'un protoplasma très riche et possèdent un plus gros noyau; elle se constitue peu à peu en revêtant le même aspect du côté interne des logettes. Les cellules mères ne forment qu'une masse unique, qui présente dans son ensemble, sur la coupe transversale, la même forme que chez les *Orchis* (fig. 12).

La première assise cellulaire, au contact de l'épiderme, se remplira plus tard de grains d'amidon, et deviendra fibreuse quelque temps après la mise en liberté des tétrades polliniques à l'intérieur des logettes. La deuxième assise, au contraire, ne devient jamais fibreuse; ses cellules restent aplaties et allongées tangentiellement; elles se détruisent en même temps que l'endothèque.

Les choses se passent de même dans le *Spiranthes Romanzoviana* et le *Cephalanthera montana*. Le nombre des assises revêtant les loges polliniques est variable; il est de cinq chez le *Limodorum*, où les trois externes deviendront fibreuses à la maturité, les deux autres se résorbant; d'un nombre encore plus élevé dans le *Calanthe veratrifolia*, etc. (1).

Dans cette dernière espèce, l'assise caractéristique de l'endothèque apparaît, comme le montre la figure 11, quand les cellules mères forment déjà dans chaque demi-anthère quatre groupes isolés, arrondis ou ovoïdes sur la coupe transversale

(1) M. A. Chatin a remarqué « qu'il y a certaines relations dans les grandes familles naturelles entre la structure du mésothèque et la circonscription de leurs tribus. C'est ainsi que chez les Orchidées les cellules de cette membrane sont généralement toutes fibreuses chez les *Cypripedium*, les *Epidendrum*, les *Malaxis;* qu'elles le sont à un moindre degré dans les Néottiées, et que l'organisation fibreuse ne se montre souvent qu'imparfaite et éparse chez les Ophrydées, où même elle peut manquer tout à fait ». (*De l'anthère*, p. 27.)

(fig. 10). Bien que le manque de matériaux ne m'ait pas permis de suivre le développement dès le plus jeune âge, je pense qu'ici aussi chacun de ces groupes provient des divisions de cellules mères primordiales, d'abord disposées en une couche parallèle à l'épiderme. Ce n'est qu'après la formation de l'assise interne caractéristique, que le nombre des cellules mères augmente rapidement.

§ 2.

Vers l'époque où les cellules mères ont atteint leur accroissement définitif, chaque massule, chez les Ophrydées, est entourée d'une paroi gonflée et brillante; par contre, les cloisons sont minces à l'intérieur (fig. 4). Les coupes transversales et longitudinales montrent que le plus grand nombre des cellules mères ont leur grand axe dirigé dans le sens radial.

On aperçoit bientôt toute la série des stades de la division cellulaire. Les Orchidées indigènes sont peut-être les plantes qui se prêtent le mieux à l'observation de cet intéressant phénomène. Elles permettent de reconnaître, comme on va le voir, que le processus de la formation des tétrades est différent de celui qu'on a décrit chez la plupart des Monocotylédones. Prenons quelques exemples.

Dans les Ophrydées (*Orchis*, *Ophrys*, *Loroglossum*), la cellule mère possède, avant la division, un noyau assez gros avec un nucléole excentrique et de fines et nombreuses granulations chromatiques. Quand la division va se faire, les granulations disséminées se rassemblent et s'amassent en grains un peu plus gros et par suite moins nombreux; le nucléole, encore visible, disparaît ensuite lorsque le contour du noyau devient indistinct et que les grains chromatiques commencent à s'orienter pour former le fuseau nucléaire.

A cette première phase, comme aux suivantes, on remarque une simultanéité presque absolue dans la division de l'ensemble des cellules mères d'une même massule; mais les stades varient pour les différentes massules d'une même loge d'anthère, de sorte qu'on a toujours sous les yeux, dans une

seule loge, des massules présentant des stades différents. Cette simultanéité des divisions, plus marquée dans chacune des massules considérée en particulier, que dans l'ensemble de la loge, est une nouvelle preuve de la communauté d'origine des cellules mères secondaires qui forment chaque massule par les segmentations répétées d'une seule cellule mère primordiale.

Les fuseaux nucléaires ont leur axe horizontal et dirigé, dans la plupart des cas, dans le sens du grand axe des cellules mères elles-mêmes (fig. 5). La plaque nucléaire est formée de grains ovoïdes qui viennent se placer dans le même plan équatorial; les filaments du fuseau peuvent facilement être suivis jusqu'aux pôles, où le protoplasma cellulaire ambiant ne paraît pas plus dense que dans le reste de la cellule.

Après la séparation de la plaque nucléaire en deux parties, déjà visibles dans la cellule inférieure située à gauche dans la figure 5, les deux moitiés arrivées aux pôles s'élargissent notablement, pendant que la substance chromatique se dissémine à l'intérieur des deux nouveaux noyaux dont la largeur offre souvent, à un moment donné, une disproportion notable avec celle qu'on observait à l'origine (fig. 6). Les filaments connectifs sont fins et serrés, mais le tonneau ne présente qu'un renflement peu marqué à l'équateur : c'est parce qu'ici les filaments, tout en ayant augmenté de nombre entre les deux jeunes noyaux, au sein du protoplasma cellulaire, ne s'accroissent pas jusqu'à occuper tout l'espace interne de la cellule. Il est à noter en outre qu'il ne se fait pas, au dernier stade de la division, de plaque cellulaire équatoriale; les filaments disparaissent, pendant que chacun des deux noyaux s'arrondit et se prépare de suite à entrer de nouveau en division. Ce n'est que dans des cas très rares qu'on voit à l'équateur une ligne granuleuse représentant une plaque cellulaire transitoire.

Il y a donc ici une différence notable avec ce qu'on observe dans le cours des divisions des cellules mères polliniques chez les autres Monocotylédones, et même, à certains égards, chez les Dicotylédones. Non seulement la bipartition du noyau pri-

maire n'est pas suivie, comme chez les premières, de la bipartition de la cellule mère; mais on n'observe presque jamais, comme chez les secondes, une plaque cellulaire transitoire au dernier stade de la division du noyau primaire. Malgré cela, on reconnaît qu'entre les deux noyaux secondaires les filaments se multiplient aux dépens du protoplasma cellulaire, comme si la division de la cellule allait suivre celle du noyau (fig. 6).

Après la disparition de ces filaments, deux fuseaux nucléaires prennent naissance (fig. 7). Comme celui du fuseau primaire, leurs axes sont fréquemment dans un même plan horizontal, mais avec une direction respective variable; c'est ce qu'on observe surtout dans les cellules mères allongées situées vers la partie externe des massules, et cette position indique à l'avance la situation des quatre noyaux futurs, qui seront aussi dans un même plan (fig. 8). Dans les cellules mères à diamètres sensiblement égaux, ces mêmes noyaux occuperont au contraire les quatre angles d'un tétraèdre comme dans la plupart des cas observés chez les Dicotylédones. La division tétraédrique, représentée dans la cellule inférieure de la figure 9, est moins fréquente que la première, indiquée dans la cellule supérieure de la même figure, et dans la figure 8.

Quand les plaques nucléaires des deux fuseaux secondaires se sont partagées simultanément en deux moitiés et que celles-ci sont arrivées aux pôles, les nouveaux noyaux prennent peu à peu la forme ovoïde; les granulations chromatiques se disséminent à leur intérieur. Chaque tonneau commence à se renfler à l'équateur par la formation de nouveaux filaments connectifs qui s'interposent entre les anciens; une ligne granuleuse, rudiment de la plaque cellulaire définitive, fait son apparition à l'équateur, avant que les deux paires de noyaux soient reliées l'une à l'autre par la formation de filaments dans le protoplasma ambiant (fig. 9, cellule supérieure). Le stade suivant est représenté dans la figure 8, où ces filaments existent déjà, mais sont encore dépourvus des plaques cellulaires granuleuses qui doivent achever la division en quatre de la cellule

mère. On voit par là que l'apparition de toutes les plaques cellulaires définitives peut n'être pas simultanée, et que de faibles variations se montrent parfois dans la division tétraédrique, telle qu'on la connaît aujourd'hui dans la formation du pollen des Dicotylédones, et telle qu'elle peut se présenter d'ailleurs chez les Ophrydées, dans les cellules mères d'une même massule, à côté de celle dont il vient d'être question.

Quelle que soit la position relative des quatre noyaux, les lignes granuleuses se rattachent à la paroi de la cellule mère et délimitent les quatre grains de pollen; la cellulose s'y montre peu à peu, parfois assez tardivement. Les cloisons qui séparent les grains de chaque tétrade sont très minces; elles restent longtemps encore dans cet état, chez les Ophrydées, avant d'acquérir une épaisseur égale à celle de la paroi de la cellule mère.

Les massules ont leur paroi externe très épaissie, fortement réfringente, et bleuissant par le chloro-iodure de zinc tant que les massules sont encore unies les unes aux autres. Avant la séparation des massules, et avant même la formation des tétrades, on voit se dessiner, à la face interne de la paroi de la massule, une lame mince qui se distingue chimiquement de la partie gonflée dont elle forme la couche interne au contact du protoplasma. Tandis que le reste de l'épaisse paroi perd peu à peu les réactions de la cellulose, la lame en question se colore en bleu par le chloro-iodure, et lorsque la dissolution des couches externes qui l'entourent se produit, elle forme le revêtement des tétrades à la périphérie de la massule; bientôt même elle se cuticularise et ne bleuit plus par le réactif que dans sa partie interne. Quant aux parois des cellules mères à l'intérieur de la massule, elles restent formées de cellulose pure, même après les divisions. Les tétrades, ne se séparant pas à la maturité, n'ont par conséquent de cuticule qu'à la surface des massules.

Parmi les Orchidées à pollen également cohérent en masses céracées, comme dans le *Calanthe*, le *Maxillaria*, qui font partie des Vandées, le développement offre une grande res-

semblance avec celui qui précède. Mais à la maturité, les tétrades, tout en étant réunies les unes aux autres, se séparent facilement par la pression. On constate dès lors que non seulement elles possèdent une cuticule très épaisse et granuleuse à la périphérie des grosses masses polliniques formées par elles et qui sont au nombre de huit dans l'anthère du *Calanthe veratrifolia*, de quatre dans le *Maxillaria squallens;* mais en outre que chacune d'elles est pourvue d'une exine à surface également granuleuse dans l'intérieur de la masse.

Des différences encore plus tranchées se rencontrent chez les Néottiées, soit qu'il s'agisse de genres où les tétrades se séparent entièrement les unes des autres dans les loges de l'anthère (*Neottia*, *Spiranthes*), soit que la séparation ait lieu même entre les quatre grains de pollen de chaque tétrade (*Cephalanthera*, *Limodorum*).

Le *Neottia ovata* est un excellent objet d'étude au point de vue des phénomènes qui se succèdent dans le cours des divisions des noyaux et dans la formation des membranes qui les entourent.

Avant la première division nucléaire, les cellules mères, qui forment, comme on l'a vu, un tissu homogène dans chaque loge de l'anthère (fig. 12), ont un noyau plus volumineux que chez les Ophrydées. A la périphérie de ce tissu, la paroi cellulaire est fortement épaissie, réfringente et striée parallèlement à la surface; sur les côtés, elle est moins épaisse, si ce n'est aux angles des cellules, où commence la différenciation d'une lamelle médiane qui deviendra visible sur toute l'étendue des parois (fig. 13-24).

Le noyau possède un nucléole placé latéralement; il est riche en granulations chromatiques éparses dans le suc nucléaire. Ces granulations se disposent ensuite en forme de petits chapelets, offrant dans leur ensemble l'aspect d'un réseau qui fixe énergiquement les réactifs colorant la nucléine. Dans les noyaux moins riches en chromatine que ceux qui sont représentés dans les figures 13 et 14, les granulations se portent à la périphérie ou sur l'un des côtés; le contour du

noyau se distingue très nettement du protoplasma cellulaire environnant. Le nucléole n'a pas encore disparu, et, si on le colore d'abord avec le carmin et ensuite avec le vert de méthyle, il ne prend plus la même teinte bleu verdâtre si vive que la substance nucléaire présente dans les mêmes circonstances.

A un stade un peu plus avancé, le contour du noyau devient indistinct, les granulations chromatiques s'orientent pour former le fuseau nucléaire (fig. 15).

Au fur et à mesure qu'elles se rendent dans la région équatoriale, les filaments apparaissent et le fuseau s'allonge (fig. 16). En devenant moins nombreux, les grains de nucléine augmentent de volume, s'accolent en une plaque dont les éléments constitutifs n'arrivent pas tous sur le même plan équatorial et ne se fusionnent qu'incomplètement, de sorte qu'en réalité cette plaque paraît toujours double. D'ailleurs la distinction des deux plaques apparaît bientôt avec une grande netteté (fig. 18). Vues suivant l'axe du fuseau, les granulations ont une forme arrondie et offrent l'aspect de la figure 19.

Les filaments du fuseau se dirigent régulièrement vers les pôles où ils se terminent en pointe ; leur nombre correspond à celui des granulations chromatiques de la plaque, ce qu'on voit facilement après la séparation de ses deux moitiés (fig. 18 et fig. 20, cellule inférieure). Ils ne tardent pas à devenir plus nombreux quand les deux nouveaux noyaux s'organisent aux pôles (fig. 20 et 21). Le protoplasma ambiant, homogène, est généralement un peu contracté par l'alcool et se retire çà et là de la paroi de la cellule mère, comme le montrent la plupart des figures.

Les deux noyaux secondaires entrent ensuite en division, sans qu'il apparaisse de plaque cellulaire à l'équateur des filaments connectifs, qui disparaissent ; les deux nouvelles plaques nucléaires sont moins riches en granulations chromatiques ; différents stades sont représentés dans les figures 22 et 23, où l'on peut voir les quatre noyaux tertiaires sur un même

plan. Souvent aussi, les quatre noyaux sont dans des plans différents et occupent les angles d'un tétraèdre ; les choses se passent donc comme chez les *Orchis*.

Les figures 24 et 25 ne laissent aucun doute sur l'augmentation de nombre des filaments connectifs aux dépens du protoplasma de la cellule mère. Quand ils sont arrivés à occuper tout l'espace interne de la cellule, les lignes granuleuses formant les plaques cellulaires se montrent entre les noyaux et se mettent en rapport avec la face interne de la paroi (1). Les cloisons s'organisent lentement ; l'alcool ne contracte plus le protoplasma que dans leur intervalle.

C'est alors que la membrane propre du grain de pollen fait son apparition. Elle se montre d'abord à la périphérie du protoplasma, au contact de l'épaisse paroi de la cellule mère ; l'hématoxyline, qui ne colore presque pas cette dernière paroi, lui communique une teinte d'un violet pâle, moins prononcée que celle du protoplasma. Cette membrane diffère par ses caractères physiques et chimiques de la paroi de la cellule mère dont elle est indépendante, tout en lui étant intimement accolée. Ce fait prouve que, dans le cas actuel du moins, il ne saurait être question d'un décollement ou dédoublement de la paroi de la cellule mère, pour former la membrane externe des grains de pollen, comme M. Treub croit l'avoir vu dans le *Ceratozamia* (2).

Quelque temps après son apparition, la membrane qui se relie aux cloisons internes des quatre grains de pollen, se montre plissée et se sépare dans les préparations à l'alcool, à

(1) Il ne saurait plus être question aujourd'hui, dans la formation des grains de pollen, des « cellules mères spéciales » ; même dans la théorie de l'intussusception, cette expression est une inconséquence.

(2) M. Treub pense que, chez le *Ceratozamia longifolia*, « il n'y aurait pas du tout formation libre d'une enveloppe de cellulose autour des corps protoplasmiques des jeunes grains de pollen. Les membranes propres ne seraient que les couches internes s'épaississant petit à petit des cloisons qui entourent les quatre cellules filles d'une même cellule mère de pollen. » (*Recherches sur les Cycadées* in *Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XII, p. 219.) Il est certain que les choses ne se passent pas ainsi chez les Orchidées.

la fois de la paroi de la cellule mère et du protoplasma des cellules filles, comme on le voit dans les deux cellules supérieures de la tétrade représentée dans la figure 26. Jeune, elle offre parfois un aspect très finement granuleux et ne résiste pas à l'action du chloro-iodure de zinc, mais bientôt ce réactif ne la détruit plus et la colore en bleu.

Étant donné ce mode de développement, doit-on considérer, ainsi qu'on l'a fait jusqu'ici en se fondant sur la théorie de l'intussusception, la production de la membrane comme entièrement indépendante de la paroi de la cellule mère, et la formation du grain de pollen à l'intérieur de chacune des quatre cellules filles comme un rajeunissement de leur contenu? Cette opinion, qui est seule admissible dans la théorie de l'intussusception, nous conduirait, en tout cas, un peu loin de l'idée qui se rattache à ce phénomène; car, la formation d'une membrane, telle qu'on l'a vue, toujours en adhérence intime avec la paroi de la cellule, à la surface d'un protoplasma qui remplit entièrement cette cellule, est assez différente de ce qu'on observe dans le rajeunissement.

Il semble tout aussi conforme à la nature des faits observés et plus rationnel de considérer la membrane comme formée par apposition à la surface interne de la paroi de la cellule mère, dont elle constituerait alors la dernière couche. La différence qu'elle offre dans ses propriétés physiques et chimiques trouve alors son explication dans ce fait, qu'elle n'apparaît que longtemps après l'épaississement et le changement de nature de cette paroi. Cette différence n'a rien d'étonnant, étant donné le temps qui s'écoule entre la formation de la couche interne de la paroi de la cellule mère et le moment où la membrane du grain de pollen fait son apparition; ce temps, en effet, est celui qui est nécessaire à la division de la cellule mère en quatre cellules filles.

Quoi qu'il en soit de ces hypothèses, on ne saurait attribuer, même en dehors de la question de l'origine des membranes propres du pollen, une grande valeur à l'une des principales objections qu'on a faites à la théorie de l'apposition, à savoir

qu'elle ne permet pas d'expliquer la plus grande densité de la couche la plus interne de la paroi cellulaire épaissie. Cette plus grande densité et l'alternance d'hydratation des couches parallèles de la membrane peuvent tout aussi bien, dans la théorie de l'apposition, trouver leur raison d'être dans la pénétration, à l'intérieur de la membrane primitivement homogène, de molécules se séparant et se déposant pour donner des couches plus ou moins hydratées. D'ailleurs, la striation, radiale ou parallèle, peut être la conséquence de la pression exercée par le protoplasma de la cellule, et non le fait nécessaire d'un accroissement par intussusception.

Lorsque les cellules de pollen, séparées à l'intérieur de la tétrade par les cloisons apparues au dernier stade de la division, sont revêtues à l'extérieur par la membrane que nous avons vue naître et qui se rattache à ces cloisons internes, la paroi de la cellule mère offre dans sa partie médiane une lamelle brillante, plus dense que les couches situées de chaque côté et qui résiste à l'action du chloro-iodure de zinc, alors que celles-ci se dissolvent après la formation des tétrades ; cette lamelle médiane est la dernière à disparaître, lors de la mise en liberté des tétrades à l'intérieur des loges d'anthère.

Avant même la dissolution des parois des cellules mères, il se fait à la surface de chaque tétrade une exine granuleuse qui s'épaissit de plus en plus et qui peut même être double à la maturité (*Neottia ovata*) ; alors la couche externe, qui porte les granulations, n'existe qu'à la périphérie de la tétrade ; la couche interne, presque aussi épaisse que la précédente, enveloppe chaque grain de pollen, dont le protoplasma est immédiatement recouvert par l'intine.

Chez le *Cephalanthera*, le *Limodorum*, le *Cypripedium*, où les grains de pollen ne restent pas réunis en tétrade, les phénomènes du développement offrent beaucoup d'analogie. Le *Cypripedium*, dont le pollen se forme comme chez la plupart des Monocotylédones, présente cette particularité curieuse qu'à la périphérie de la loge, et mélangées aux grains de pollen, de grosses cellules forment parfois deux à trois assises irré-

gulières que rien ne distingue à l'origine des véritables cellules mères. Ces cellules ont un noyau volumineux et se remplissent de granulations plasmiques, souvent même de grains d'amidon. Sont-ce des cellules mères arrêtées dans leur développement? C'est ce que le défaut de matériaux ne m'a pas permis d'élucider. S'il en était ainsi, leur existence rappellerait à l'esprit ce que M. Treub a vu dans le tissu formé par les cellules mères du pollen du *Ceratozamia longifolia*, où quelques-unes d'entre elles ne se divisent pas, mais se résorbent de bonne heure.

J'ai examiné aussi, dans les grains de pollen des Orchidées, la division de leurs noyaux lors de la formation de la cellule végétative ou prothallienne. Elle a lieu plus ou moins longtemps avant l'épanouissement de la fleur, après la mise en liberté des tétrades, ou des grains de chaque tétrade chez les espèces à pollen pulvérulent. Je l'ai représentée dans les figures 27, 28 et 29, empruntées au *Neottia Nidus-avis*.

La division est simultanée dans chacun des grains de la tétrade. Les fuseaux nucléaires sont courts et généralement dirigés perpendiculairement à la surface externe. Tantôt, et c'est le cas le plus fréquent, les axes sont situés dans le même plan, comme dans la cellule supérieure et les deux cellules latérales de la figure 27 ; tantôt l'un d'eux est perpendiculaire aux autres, ainsi qu'on l'observe dans la cellule inférieure de la même figure, où la plaque nucléaire est vue par le pôle.

Dès que les moitiés de la plaque sont arrivées aux pôles, chacune d'elles manifeste une forme différente qui permet déjà de reconnaître quel sera le noyau végétatif. Ce dernier, en effet, reste aplati du côté externe du grain de pollen, contre la paroi, tandis que l'autre grossit davantage et s'arrondit peu à peu (fig. 28). Les filaments connectifs augmentent de nombre dans le protoplasma cellulaire. Si le tonneau formé par eux est central, ils arrivent en même temps de chaque côté au contact de la membrane interne du grain, et la plaque cellulaire touche aussi en même temps à la membrane ; s'il est latéral, la plaque suit la formation des filaments du côté

opposé à celui où elle s'est montrée d'abord. Dans tous les cas, elle divise le grain de pollen en deux cellules inégales, la plus petite étant la cellule végétative, située généralement vers l'extérieur. Aux granulations de la plaque nucléaire succède dans plusieurs cas, mais non constamment, autant que j'ai pu en juger, une cloison très délicate, visible dans deux des grains de pollen de la figure 29, et n'offrant pas, dans le *Neottia*, la réaction cellulosique. Cette cloison disparaît ensuite, et les deux noyaux redeviennent libres dans le protoplasma, quoiqu'ils appartiennent en réalité à deux cellules physiologiquement distinctes. Le noyau de la cellule végétative peut toujours être reconnu à son moindre volume et à la présence de granulations chromatiques en général également réparties ; celui de la grande cellule est plus gros et possède un nucléole plus volumineux. La position relative des deux noyaux varie surtout après leur mise en liberté dans la cellule de pollen.

Souvent, la cloison persiste plus longtemps et l'inégalité de volume des deux cellules et de leurs noyaux est beaucoup plus marquée; c'est le cas des *Maxillaria* et *Cephalanthera*, chez lesquels la cellule végétative est quatre ou cinq fois plus petite que sa congénère. Plus souvent aussi, la plaque cellulaire est transitoire (*Calanthe*, *Orchis*, *Ophrys*).

Les recherches de M. Strasburger et de M. Elfving nous ont déjà fait connaître la destinée de ces deux cellules et leur rôle dans la fécondation chez un certain nombre de plantes. J'ai étudié, à l'aide des réactifs colorants, la germination du pollen soit sur le stigmate, soit dans des liquides sucrés où rien n'est plus facile que d'avoir des tubes polliniques à tous les états de développement, dans les conditions que M. Van Tieghem a indiquées le premier. Les tétrades des *Neottia ovata* et *Nidus avis* sont très favorables à ce genre d'étude. Que la germination ait lieu sur le stigmate ou qu'on la provoque artificiellement, les phénomènes observés sont presque entièrement semblables. Une solution de sucre de canne à 2 pour 100 réalise les meilleures conditions; après un séjour de douze à vingt-quatre heures dans une cellule fermée, à la température de 25 degrés

environ, on a des tubes polliniques à tous les degrés de développement.

En colorant de préférence avec l'hématoxyline, on constate que, presque aussitôt après la sortie du tube à travers l'exine rompue, le gros noyau, reconnaissable à son nucléole et à son aspect, vient occuper l'extrémité renflée; à quelque distance est le noyau végétatif granuleux, allongé et s'étirant en raison du diamètre du tube pollinique (fig. 30). Le premier noyau se trouve donc, dès l'origine, à l'extrémité renflée où il conserve sa forme primitive; si l'on fait des coupes du stigmate pour suivre l'arrivée du tube jusqu'au sac embryonnaire, on lui trouve le même aspect. Le noyau végétatif vient parfois s'accoler à lui (fig. 31); mais généralement il reste à quelque distance; il peut même se diviser par étranglement (fig. 32).

Le protoplasma du grain de pollen, passant avec les noyaux dans le tube, se rend dans la partie antérieure, et en arrière le tube se ferme, au fur et à mesure que l'allongement progresse, par des bouchons de cellulose (fig. 32), dont le nombre est très considérable dans les espèces où les tubes ont une longue distance à parcourir. C'est ce qu'on remarque surtout chez les Ophrydées, où des milliers de tubes, réunis en une masse unique en arrivant dans la cavité de l'ovaire allongé et tordu, se séparent en volumineux faisceaux qui descendent le long des placentas, dont ils se détachent isolément pour chercher le micropyle des ovules.

Pour opérer la fécondation, le noyau déformé situé à l'extrémité du tube se résout en une substance amorphe qui reste colorable par l'hématoxyline, et passe à travers la paroi du tube amincie, en dehors et au contact de laquelle elle m'a paru souvent se rassembler en une petite boule dont le réactif fait facilement reconnaître la nature. Ce passage de la substance fécondante à travers la paroi du tube s'observe aussi dans les germinations à l'étuve; mais souvent le tube se perfore, ce qui arrive surtout quand la solution est trop riche en sucre ou la température trop élevée; la substance se rassemble de

même en un ou plusieurs globules homogènes à l'extrémité du tube. Quant au noyau végétatif, on n'en trouve plus que des traces au moment de la fécondation.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planche 2.

Fig. 1. *Orchis maculata.* Coupe transversale de l'anthère, montrant les cellules mères primordiales *cm*, la cloison *cl* séparant les loges futures. Gross. 340.

Fig. 2. Coupe transversale d'une anthère un peu plus âgée; *cm'*, groupe de cellules mères secondaires dérivant d'une même cellule mère primordiale; 1 et 2, assises de la paroi. Gross. 340.

Fig. 3. Coupe transversale d'une anthère après la formation du nombre définitif des cellules mères secondaires dans chaque massule *ma*. Gross. 50.

Fig. 4. Une massule grossie, avec la paroi de l'anthère à l'extérieur; *ép*, épiderme; 1, assise sous épidermique restant indivise; 2' et 3', assises provenant du dédoublement de l'assise 2 de la figure 4; 3' est l'endothèque. La massule formée par les cellules mères *cm* est entourée d'une paroi épaisse. Gross. 340.

Fig. 5. Cellules mères plus grossies, prises au bord d'une massule et dans lesquelles les noyaux sont en division. L'alcool a contracté légèrement le protoplasma au contact de la paroi externe épaissie. Gross. 520.

Fig. 6. Deux cellules mères avec les noyaux secondaires en formation. Gross. 520.

Fig. 7. Formation des fuseaux secondaires; les filaments sont peu nombreux. Gross. 520.

Fig. 8. Des filaments apparaissent dans le protoplasma cellulaire entre les deux paires de noyaux tertiaires; la plaque cellulaire granuleuse commence d'abord à l'équateur des filaments qui réunissent les noyaux d'une même paire. Gross. 520.

Fig. 9. La cellule supérieure offre les noyaux dans le même état que la précédente figure, mais les filaments n'existent pas encore entre les deux paires nucléaires dans le protoplasma de la cellule. La cellule inférieure présente la division tétraédrique avec les plaques cellulaires. Gross. 430.

Fig. 10. *Calanthe veratrifolia.* Coupe transversale d'une anthère déjà assez âgée, montrant les 4 pollinies dans chaque moitié. Gross. 50.

Fig. 11. Partie de la même anthère plus grossie, offrant un groupe de cellules mères autour desquelles l'assise cellulaire se divise pour former l'endothèque. Gross. 340.

Fig. 12. *Neottia ovata.* Coupe transversale de l'anthère. Gross. 50.

Fig. 13. Deux cellules mères avec leur gros noyau et les granulations chromatiques. Gross. 520.

Fig. 14. Cellule mère montrant la disposition des granulations chromatiques peu de temps avant le début de la division; le nucléole existe encore. Gross. 520.

Fig. 15-16. Formation du fuseau : orientation des granulations de nucléine et transport à l'équateur. Gross. 520.

Fig. 17. Plaque nucléaire double; les granulations ne se sont pas réunies en une plaque unique. Gross. 520.

Fig. 18. Clivage de la plaque nucléaire, dont chaque moitié est formée de grosses granulations. Gross. 520.

Fig. 19. Fuseau vu par le pôle. Gross. 520.

Fig. 20-21. Stades ultérieurs de la division. Dans la figure 21, la striation parallèle de la paroi externe de la massule est visible. Gross. 520.

Fig. 22-23. Formation des noyaux tertiaires. Gross. 520.

Fig. 24. Division tétraédrique; les filaments connectifs n'ont pas encore occupé tout l'espace interne de la cellule. Gross. 520.

Fig. 25. Les quatre noyaux, situés sur le même plan, sont adultes; les filaments connectifs sont arrivés au contact de la paroi de la cellule mère, ainsi que les plaques cellulaires. Gross. 520.

Fig. 26. Cellule mère du bord externe de la massule, avec sa paroi épaissie et ses quatre cellules filles, offrant à leur surface une membrane propre séparée par l'alcool à la fois de la paroi de la cellule mere et du protoplasma, dans les deux cellules du haut de la figure. Gross. 520.

Fig. 27. Division du noyau de chaque grain de pollen de la tétrade, pour la formation du noyau végétatif. Gross. 520.

Fig. 28. Stade beaucoup plus avancé de la division, montrant les noyaux végétatifs du côté externe de chaque grain de pollen et la plaque cellulaire. Gross 520.

Fig. 29. Il existe une cloison très mince dans deux des grains de pollen; dans les deux autres, les noyaux sont libres. Gross. 520.

Fig. 30-32. Tubes polliniques avec les deux noyaux reconnaissables à leur forme et leur aspect; le noyau végétatif s'est partagé en deux dans la figure 32, où l'on voit aussi les bouchons de cellulose qui ferment le tube pollinique en arrière des noyaux. Gross. 340.

RAPPORT

SUR LES TRAVAUX DE M. GAYON

RELATIFS A LA

PHYSIOLOGIE DES CHAMPIGNONS

Par M. PH. VAN TIEGHEM (1)

Dans un premier Mémoire publié en 1875 et qui lui a servi de thèse pour le doctorat, M. Gayon, initié par son maître, M. Pasteur, à ces délicates recherches, a démontré et soigneusement étudié le rôle des organismes microscopiques et des moisissures dans l'altération des œufs. Il a démêlé avec beaucoup de sagacité le mécanisme de l'introduction des germes du dehors jusque dans l'oviducte, où ils sont recueillis et emprisonnés dans l'œuf avant la formation de la coquille.

De ce travail, il convient de rapprocher le Mémoire tout récent où l'auteur a recherché les causes qui déterminent l'altération des sucres bruts de canne et de betterave, et la formation du sucre réducteur qu'ils renferment. Cette formation est due, en effet, à la présence et au développement de Champignons divers, qui intervertissent progressivement le sucre de canne. Favorisées par la chaleur, par l'humidité, par les impuretés de la matière, la croissance de ces plantes et l'altération qu'elle provoque sont empêchées, au contraire, par les anesthésiques, comme le chloral, ou les antiseptiques, comme le salicylate et l'acétate de soude. Ces faits éclaireront certainement les fabricants de sucre sur les meilleurs procédés à employer pour éviter désormais toute transformation physiologique du sucre de canne.

Plus tard, appliquant la méthode des cultures inaugurée par M. Pasteur et si bien développée par M. Raulin, M. Gayon

(1) Rapport fait à l'Académie des sciences en 1882 au nom d'une commission composée de MM. Decaisne, Duchartre, Trécul, Chatin, Van Tieghem. Conformément aux conclusions de ce rapport, l'Académie a décerné à M. Gayon le prix Alhumbert.

a étudié le développement comparatif, dans un même milieu artificiel, de deux Champignons : l'*Aspergillus glaucus* et le *Sterigmatocystis nigra*. Il a montré que ces deux plantes, quoique bien voisines, exigent des conditions de milieu différentes et agissent aussi différemment sur le liquide nourricier. Où la première prospère, on voit languir la seconde; tandis que la première consomme rapidement le sucre et l'acide tartrique, la seconde ne détruit que très peu de sucre et produit, au contraire, des acides nouveaux qui vont jusqu'à doubler l'acidité primitive de la liqueur.

Mais ce sont surtout les travaux de M. Gayon relatifs à la fermentation alcoolique par les Mucors qui ont attiré l'attention de la Commission, excité son intérêt et fixé sa décision.

Ayant isolé à l'état de pureté un certain Mucor (*Mucor circinelloides*), l'auteur montre d'abord que ce Champignon, quand il végète sans oxygène libre, forme des articles sphériques bourgeonnants et fait fermenter le moût de bière, le moût de raisin, les dissolutions aqueuses de glucose et de lévulose, tout comme la Levure de bière. L'activité de la fermentation est la même, les produits formés sont de même nature et sensiblement en même proportion. La bière ainsi obtenue, la bière de Mucor, est d'une limpidité parfaite et d'une saveur agréable avec un léger goût de prune. Mais, chose remarquable, vis-à-vis du sucre de canne, le Mucor se comporte tout autrement que la Levure de bière. Celle-ci, à l'aide d'un principe soluble, l'*invertine*, hydrate, comme on sait, le sucre de canne et le dédouble en un mélange à poids égaux de glucose et de lévulose, en un mot l'*intervertit;* après quoi elle fait fermenter le mélange, d'abord la glucose, ensuite la lévulose. Le Mucor, au contraire, n'agit pas sur le sucre de canne; il ne l'intervertit pas, il ne produit pas d'invertine, et par conséquent ne le fait pas fermenter. Mais que l'on vienne à introduire dans le liquide, soit une bande de papier imprégnée d'invertine, soit un Champignon produisant de l'invertine, un *Penicillium* par exemple, aussitôt commence la fermentation du sucre inter-

verti, et le Mucor, agissant désormais comme la Levure de bière, détruit d'abord la glucose, puis la lévulose.

Pour saisir tout l'intérêt de cette observation, il faut se rappeler qu'avant ces recherches on reconnaissait à toutes les moisissures indifféremment la faculté d'intervertir le sucre de canne. On sait maintenant que cette faculté, diverses Mucorinées (*Mucor circinelloides*, *spinosus*, *Mucedo*, *Rhizopus nigricans*, etc.) ne la possèdent pas. En même temps, ces expériences ont pour la première fois établi directement que l'interversion du sucre de canne doit nécessairement précéder la fermentation, que le sucre de canne n'est pas directement fermentescible. A la vérité, cette proposition était déjà admise dans la science, parce que le sucre de canne, au contact de la Levure de bière, s'intervertit avant de fermenter. Mais la seule conclusion qu'il fût légitime de tirer de ce fait, c'était que le premier phénomène est une condition suffisante du second; il est démontré maintenant qu'il en est, en outre, une condition nécessaire.

Cette découverte a ouvert la voie à d'autres observateurs, et l'on sait aujourd'hui que les diverses Levures (c'est-à-dire les diverses espèces du genre *Saccharomyces*) se comportent diversement vis-à-vis du sucre de canne, les unes, comme la Levure de bière (*S. cerevisiæ*), l'intervertissant, les autres, comme la Levure apiculée (*S. apiculatus*), ne l'intervertissant pas. La propriété de produire de l'invertine, que M. Gayon a montrée variable d'un genre à l'autre, se trouve maintenant varier d'une espèce à l'autre dans le même genre, résultat dont la portée physiologique n'échappe à personne.

M. Gayon ne s'est pas borné à donner de ces faits une démonstration rigoureuse : il en a tiré une série d'applications intéressantes. Bornons-nous à en signaler deux. C'est d'abord une méthode générale de séparation du sucre de canne dans les mélanges sucrés, et en particulier un procédé industriel pour l'extraction du sucre de canne des mélasses. Il suffit, en effet, de détruire le sucre réducteur des mélasses par la fermentation avec le Mucor; le sucre de canne reste inaltéré et

cristallise après distillation, tandis qu'avec la Levure de bière tout disparaîtrait. C'est ensuite une détermination ingénieuse, élégante, de la véritable nature du sucre réducteur qui se forme peu à peu dans les sucres bruts de canne, et parfois aussi dans ceux de betterave, par suite d'une altération progressive, comme il a été dit plus haut. Ce sucre est inactif. L'est-il par essence et constitue-t-il une espèce autonome? Alors, soumis à la fermentation par le Mucor, le mélange devra conserver à tout instant sa rotation droite primitive. L'est-il, au contraire, par compensation, et forme-t-il un mélange de glucose et de lévulose? Alors, pendant la fermentation avec le Mucor, le pouvoir rotatoire droit du mélange devra diminuer d'abord, puisque la glucose disparaît la première, puis augmenter de nouveau par la destruction de la lévulose, pour reprendre enfin sa valeur primitive. C'est cette dernière alternative que l'expérience a pleinement confirmée. Le sucre réducteur en question est donc un sucre interverti, où les deux constituants compensent exactement leurs rotations inverses. Le mécanisme de sa formation, signalé plus haut, se trouve ainsi vérifié par une méthode indépendante.

L'ensemble de ces recherches apporte, on le voit, une contribution importante à la physiologie des Champignons.

ÉTUDES COMPARÉES

SUR

LES TUBES CRIBREUX

Par M. Ed. de JANCZEWSKI,
Professeur de botanique à l'Université de Cracovie (1).

Le tissu qui fait l'objet de notre Mémoire a été découvert par M. Hartig dès 1837 (2). Cependant, bien des années se sont écoulées avant qu'on ait reconnu les tubes cribreux comme éléments essentiels des faisceaux libériens, que l'on ait étudié leur organisation et que l'on soit parvenu à faire certaines suppositions sur le rôle physiologique que joue ce tissu dans les plantes vasculaires. Les travaux de Th. Hartig, H. de Mohl, Hanstein et surtout ceux de MM. Nägeli et de Bary, auxquels il faut ajouter celui de M. Wilhelm publié tout récemment, ont beaucoup avancé nos connaissances à cet égard; mais il nous reste encore une foule de questions à élucider avant de savoir quelque chose de positif sur les fonctions de ce tissu. On ne peut douter qu'elles ne soient très importantes, car ces tubes ne manquent dans aucune plante vasculaire; cependant jusqu'à ce jour aucun physiologiste ne pourrait se flatter d'avoir deviné cette énigme.

Pour arriver à une conclusion sur le rôle d'un organe ou d'un tissu, il faut d'abord en connaître la structure, le développement, en un mot toute son histoire. Il est loin d'en être ainsi en ce qui concerne les tubes cribreux; leur étude, l'une des questions les plus difficiles de l'anatomie végétale, est encore

(1) Ce travail a paru récemment dans les *Mémoires de la Société des sciences naturelles et mathématiques de Cherbourg*, t. XXIII, p. 209, 1882, avec 8 planches doubles. Vu son importance, nous croyons utile d'en donner ici un extrait étendu, en l'accompagnant d'une partie des figures, celles que l'auteur nous a lui-même indiquées comme les plus indispensables à l'intelligence du texte. Pour le reste, il faudra recourir au Mémoire original. (*Réd.*)

(2) Th. Hartig, *Untersuchungen über die Organisation des Stammes einheimisher Waldbäume* (*Fortschrite der Forstwissenschaft*, 1837, p. 125).

par trop incomplète pour qu'elle puisse servir à faire résoudre ce problème physiologique, assurément l'un des plus compliqués en physiologie végétale.

Nous savons, il est vrai, que ces tubes possèdent une membrane mince et jamais lignifiée, que leurs parois contiennent des cribles perforés, que ces cribles sont, à certaines époques de l'année, fermés par une formation toute spéciale appelée *callus*, que ces tubes contiennent des substances albuminées et quelquefois de l'amidon, et qu'ils ne manquent dans aucun faisceau libéro-ligneux ; à toutes ces connaissances, nous ajoutons encore cette supposition que ces tubes sont des conduits où se meuvent les substances assimilées, ou tout au moins les substances albuminées, supposition qui n'est rien moins que prouvée. Mais tout ceci ne peut satisfaire le désir de connaître la vérité et de deviner la destination de ce tissu, d'autant plus que les moyens dont la science dispose aujourd'hui sont plus puissants que ne sont complètes nos connaissances sur ce sujet.

Ces motifs nous ont engagé à faire une nouvelle tentative dans cette voie, à rassembler quelques matériaux relatifs aux tubes cribreux, afin de combler certaines lacunes dans les connaissances sur lesquelles doit être basée la physiologie de ce tissu.

Les résultats essentiels de nos recherches ont été publiés en 1878 dans les *Comptes rendus de l'Académie des sciences* (1). Depuis, nous avons beaucoup complété nos études sur ce sujet, et inséré un Mémoire dans le *Compte rendu* de l'Académie de Cracovie (vol. VII, VIII et IX).

Nous en présentons aujourd'hui une rédaction française, tout en avouant que les résultats de nos recherches sont de trop peu d'importance eu égard au but dans lequel nous avons travaillé et au temps que nous y avons consacré. Nous croyons, malgré tout, devoir ne pas tarder davantage et remettre à une publication ultérieure les autres questions concernant le même sujet.

(1) Séance du 22 juillet.

PREMIÈRE PARTIE

ARCHÉGONIÉES VASCULAIRES

La découverte des tubes cribreux fut longtemps trop peu appréciée des botanistes, dont elle n'attira l'attention qu'une vingtaine d'années plus tard. C'est pourquoi l'on ignorait, jusqu'en 1864, si les Archégoniées vasculaires possèdent ce tissu dans leurs faisceaux libéro-ligneux, et quelles en sont la forme et la structure. M. Dippel fut le premier à traiter cette question et à en rendre compte au Congrès des naturalistes allemands tenu à Giessen en 1864 (1). Il démontra que non seulement les tubes cribreux ne manquent pas dans les faisceaux de ces plantes, mais que leurs éléments sont absolument semblables à ceux des Angiospermes par leur forme et par leur structure.

La similitude de structure dépend, au dire de M. Dippel, de ce que leurs cribles sont réellement perforés et que la membrane du crible est plus mince que la membrane générale du tube; la ressemblance de la forme est occasionnée par la cloison terminale qui est tantôt oblique et contient plusieurs cribles (Fougères), tantôt presque horizontale et ne constitue qu'un crible unique (Prêles).

Dans son Mémoire sur les Cryptogames vasculaires (2), M. Russow donna quelques détails sur la forme et la structure de leurs tubes cribreux. Il distingua les deux formes qu'avait déjà indiquées M. Dippel : *a*. prismes coupés en biseau par des cloisons obliques contenant plusieurs cribles; M. Russow les qualifie de *tubes cribreux* (Siebröhren); — *b*. prismes terminés par des cloisons plus ou moins horizontales, recouvertes de plaques calleuses (Callusplatten); M. Russow les nomme *vaisseaux cribreux* (Siebgefässe). Les cribles des tubes du premier type ne possèdent pas de callus, sauf dans le *Pteris*

(1) Dippel, *Bericht der 39. Naturforscherversammlung zu Giessen*, 1864.

(2) Russow, *Vergleichende Untersuchungen über Leitbündel-Kryptogamen*, 1872, p. 118.

aquilina, où M. Russow les a vus se colorer en jaune par l'iode, ce qu'il attribue à leur imprégnation par des substances albuminées.

Les données de M. Russow ont cependant peu contribué à la connaissance de notre tissu; il fallait la sagacité de M. de Bary pour bien formuler la question de la structure et de l'homologie de ce tissu. M. de Bary supposait encore, il est vrai, une véritable perforation dans les cribles des gros tubes de ces plantes, mais il mettait déjà en doute la présence de vrais cribles dans les tubes plus minces dont l'homologie avec les premiers lui paraissait incontestable (1). Enfin M. de Bary a le grand mérite d'avoir fixé son attention sur le contenu des tubes cribreux, et démontré que celui-ci est partout le même, toujours réduit à une mince couche pariétale de protoplasma, à laquelle adhèrent des globules réfringents plus ou moins nombreux.

Les recherches que nous avons entreprises sur la structure des cribles dans les tubes des Archégoniées vasculaires nous ont donné un résultat tout contraire à l'opinion accréditée dans la science; ce résultat a été déjà annoncé en 1877. Nous allons maintenant l'exposer d'une façon plus détaillée, et nous essayerons ensuite d'en déduire quelques faits généraux, quelques traits qui caractérisent les éléments de notre tissu dans cet embranchement du règne végétal.

FILICINÉES

M. Dippel reconnaissait, dans les tubes cribreux des Fougères, deux modifications plus ou moins distinctes (2).

L'une est représentée par les tubes du *Pteris aquilina*, qui sont terminés par des cloisons fortement obliques. Ces cloisons ressemblent à un réseau dont les mailles seraient occupées par des cribles. Les parois latérales sont lisses, si elles touchent

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*, 1877, p. 189, 190.

(2) Dippel, *Bericht*, p. 144-147. *Das Mikroskop, II Theil*, p. 132, 199, 200.

aux éléments hétérogènes; elles sont au contraire munies de cribles, si elles séparent deux tubes juxtaposés. Le contenu des tubes est finement granuleux en été; en hiver on y trouve une couche pariétale jaunâtre.

La seconde modification est représentée par les tubes immenses des *Cyathea incana*, *squamosa*, dont le diamètre ne diffère pas sensiblement du parenchyme environnant, comme cela a lieu dans les genres *Polystichum*, *Asplenium*, *Polypodium* et *Blechnum*. Elle est caractérisée par des cloisons terminales beaucoup moins inclinées et ne contenant par conséquent qu'un, deux ou quelques cribles.

L'attention de M. Russow (1) était portée plutôt sur la disposition des tissus dans le faisceau que sur leur structure; c'est pourquoi nous trouvons, dans son Mémoire, bien peu de chose sur notre tissu. D'après ce savant, il est très rare de trouver dans les Polypodiacées, sauf dans le *Pteris aquilina*, des tubes larges qui se distingueraient du protophloème; dans les faisceaux plus pauvres, ils semblent être remplacés par les cellules du cambiforme. En outre, M. Russow trouve dans l'*Onychium japonicum* et dans quelques espèces des genres *Pteris* et *Adiantum*, des tubes cribreux ou plutôt des cellules de cambiforme étroites, à parois très épaisses. La membrane de ces éléments qui touchent à la gaine vasculaire ou aux trachéides eux-mêmes, se colore par le chlorure de zinc iodé, d'une façon bien plus intense que la lamelle médiane qui les sépare.

M. de Bary (2) nous apprend que les tubes cribreux constituent dans le liber des Fougères tantôt une couche simple, doublée de place en place; tantôt ils s'y groupent en petits faisceaux formant une zone. Comme les tubes des Fougères ne sont pas toujours apparents, M. de Bary pose la question de savoir s'il ne faudrait pas envisager dans ce cas le protophloème de M. Russow comme un tissu cribreux, au lieu de le considérer comme un tissu spécial. Enfin M. de Bary

(1) Russow, *l. c.*, p. 101, 102.
(2) De Bary, *l. c.*, p. 358.

nous rapporte (1) que les tubes fusiformes des Fougères sont dépourvus de callus sur leurs cribles. « Leurs pores, dit-il, dans les cas où leur présence a été reconnue, sont très étroits, arrondis, très nombreux dans un champ (d'après Russow) chez le *Marsilea*, peu nombreux et relativement éloignés dans les cas que j'ai examinés (*Pteris aquilina*, *Cyathea*, *Alsophila*, *Osmunda*). »

Cyathéacées.

Dicksonia Rubiginosa.

Une coupe transversale des longs entre-nœuds du rhizome nous fait voir une zone libéro-ligneuse continue, entourée d'écorce à l'extérieur et enveloppant à son tour la moelle dont le centre est occupé par un faisceau axile. La structure du rhizome dans le *Dicksonia* se présente comme suit :

Le tissu sclérenchymatique coloré en brun forme sous l'épiderme une zone continue composée de plusieurs couches. Le même tissu se trouve aussi dans le voisinage immédiat de l'anneau libéro-ligneux et constitue deux zones, l'une extérieure, l'autre intérieure, qui est séparée de l'anneau par l'endoderme. La zone intérieure est mieux développée, plus colorée et plus lignifiée que l'extérieure, dont la sclérose est plus tardive, plus faible. et la coloration moins intense et seulement partielle. Le faisceau axile possède une gaine composée de sclérenchyme bien développé.

Ces zones sclérenchymatiques ne sont cependant pas homogènes; elles contiennent aussi des cellules parenchymatiques entremêlées au sclérenchyme, qui se groupent en plus grand nombre dans le voisinage de l'endoderme et forment quelquefois des séries radiales incolores traversant toute l'épaisseur du tissu lignifié et coloré.

L'endoderme n'est jamais sujet à la sclérose. Au-dessous de lui, vers l'anneau vasculaire, on voit une zone composée généralement de deux couches de cellules assez grandes,

(1) De Bary, *l. c.*, p. 180.

parenchymatiques, ayant une origine commune avec l'endoderme ; l'agencement des cellules dans ces deux tissus voisins indique très nettement cette communauté. Plus loin, vient une zone composée d'une ou de deux couches de cellules petites et irrégulièrement disposées : c'est le protophloème de M. Russow. La zone suivante est constituée par les tubes cribreux qui forment une couche unique, dédoublée de place en place. Dans ce dernier cas, le diamètre des tubes externes est beaucoup plus faible que celui des tubes rapprochés de l'anneau vasculaire ; en général, ce diamètre est presque aussi grand que dans le *Pteris aquilina*. La zone des tubes cribreux ne touche jamais à l'anneau vasculaire ; elle en est séparée par une couche de cellules parenchymatiques de petites dimensions.

Telle est la structure de la partie libérienne (externe et interne) de l'anneau libéro-ligneux et celle du liber dans le faisceau axile. Ce faisceau présente la forme d'un biscuit (en coupe transversale), car il n'est nullement simple et renferme deux groupes vasculaires séparés par une bande contenant les tubes cribreux. Ce sont plutôt deux faisceaux confluant par leurs parties libériennes et notamment par leurs zones cribreuses.

Le *Dicksonia* n'étant pas le point de départ de nos recherches sur les tubes cribreux, le lecteur ne trouve ici qu'une description toute superficielle de ce tissu ; nous le ferons connaître d'une manière plus spéciale en parlant du *Pteris aquilina* et de l'*Equisetum Telmateia*. Les tubes du *Dicksonia* sont d'un diamètre très considérable ; leurs cloisons terminales sont peu inclinées, et les parois en général beaucoup plus minces que dans les *Pteris*. Les parois terminales et latérales sont munies de pores nombreux, larges, arrondis ou transversalement elliptiques ; elles deviennent réticulées si ces pores sont très rapprochés, et ressemblent alors aux cloisons terminales du *Pteris aquilina* (pl. 3, fig. 4 et 5). Un examen approfondi de la structure de ces pores est rendu impossible par les globules luisants qui adhèrent à la membrane du tube, s'accumulent surtout dans les pores et masquent complètement leur structure.

Le *Dicksonia davallioides* (*nitidula*) possède un rhizome dont l'aspect et la structure sont absolument les mêmes que dans l'espèce précédente, sauf que le faisceau axile fait complètement défaut.

Polypodiacées.

Polypodium vulgare.

Les faisceaux du rhizome de cette Fougère sont tantôt ronds, tantôt elliptiques en coupe transversale. Dans l'un ou l'autre cas, la partie vasculaire est elliptique et sa forme est toujours plus allongée que celle du contour extérieur du faisceau; elle est séparée de la zone cribreuse par quelques couches de parenchyme amylifère. Les tubes cribreux sont aisément reconnaissables dans une coupe transversale, parce qu'ils ne contiennent jamais d'amidon; leur protoplasma est réduit à une mince couche pariétale contenant des granules brillants. La zone des tubes cribreux, entremêlés d'une certaine quantité de cellules parenchymatiques, est généralement composée de deux couches de ces éléments; elle est toujours largement interrompue aux deux pôles de l'ellipse vasculaire, à l'endroit où le liber est notablement plus mince qu'ailleurs. Le parenchyme périvasculaire conflue donc dans ces points avec le parenchyme qui sépare la zone cribreuse de l'endoderme, et qui forme plusieurs assises de cellules moins riches en amidon. Si nous considérons les tubes cribreux comme un tissu uniquement caractéristique du liber, il n'y a pas lieu de voir dans le *Polypodium* des faisceaux réellement concentriques dans l'acception de M. de Bary; il les faut plutôt classer dans la catégorie des faisceaux bicollatéraux ayant deux libers, l'un externe, l'autre interne par rapport au bois et à l'axe du rhizome.

De tout le faisceau, les trachéides sont les éléments les plus larges; les cellules de la zone qui sépare les tubes d'avec l'endoderme ont avec ce dernier une origine commune et sont déjà bien plus étroites. Le diamètre des tubes cribreux est à

peu près le même; il est encore moindre dans les cellules du parenchyme périvasculaire. Enfin nous trouvons les plus faibles dimensions dans les cellules de la couche qui sépare la zone cribreuse d'avec le parenchyme sous-endodermique; cette couche est le protophloème de M. Russow.

Les tubes cribreux du *Polypodium vulgare* sont beaucoup trop petits pour que l'on puisse étudier plus profondément leur structure. Ils ont la forme de prismes coupés dans un sens très oblique; leurs parois latérales, de même que leurs parois terminales inclinées, sont munies de pores assez petits. Leur contenu est, comme nous l'avons déjà mentionné, semblable à celui des plantes congénères.

Aspidium Filix-mas.

Les faisceaux du rhizome de cette plante ont une forme arrondie ou elliptique en coupe transversale; leur structure rappelle beaucoup la disposition des tissus dans le cylindre central d'une racine di- ou triarchique. Lorsque le faisceau est arrondi, ses trachéides forment généralement une espèce d'étoile à trois rayons raccourcis; le reste de l'espace circulaire, aux angles de l'étoile, est occupé par trois fascicules de tubes cribreux. Lorsque le faisceau est elliptique, les fascicules cribreux, de forme allongée, se trouvent sur les deux côtés du groupe vasculaire. L'un de ces deux fascicules cribreux est quelquefois remplacé par deux fascicules plus petits, séparés par des trachéides, mais disposés du même côté de la lame vasculaire; c'est là une transition de l'ordre diarchique au triarchique. En tout cas, la structure du faisceau libéro-ligneux reste essentiellement semblable : chaque fascicule cribreux est composé de gros tubes cribreux auxquels est entremêlée une certaine quantité de cellules parenchymatiques; un fascicule pareil est relié à la partie vasculaire à l'aide de deux ou trois couches de cellules parenchymatiques, plus minces que les tubes et pauvres en amidon.

Le faisceau libéro-ligneux tout entier est entouré d'une zone

parenchymateuse constituée par quatre à six couches de cellules riches en amidon. Les tubes cribreux, plus larges que ces cellules voisines, ont la forme de prismes irréguliers et si courts, que leur longueur n'est souvent que le quadruple ou le quintuple de leur largeur. Ces tubes ont les cloisons terminales peu inclinées, quelquefois presque horizontales; leur structure ne diffère pas de celles des parois latérales. Les unes comme les autres sont munies de pores nombreux, arrondis ou allongés dans le sens transversal. La proximité de ces pores est quelfois si grande que la membrane du tube finit par ressembler à un réseau dont les mailles correspondent aux pores. Le contenu des tubes ne diffère en rien de celui des congénères, car il est réduit à une mince couche pariétale de protoplasma auquel adhèrent des globules brillants, accumulés auprès des cloisons terminales en plus grande quantité que sur les parois latérales.

Pteris aquilina.

De toutes les Archégoniées vasculaires, cette Fougère a été le plus fréquemment étudiée au point de vue des tubes cribreux, qui y atteignent des dimensions considérables. Et cependant les détails les plus subtils de leur structure ont échappé jusqu'à présent, probablement parce que les questions les plus délicates ne peuvent être résolues qu'à l'aide de préparations plus fines, assez difficiles à exécuter. De toutes les Archégoniées, c'est pourtant presque la seule plante où les dimensions des tubes permettent d'approfondir le mieux la structure du crible présumé et de reconnaître qu'elle n'est nullement aussi simple que dans d'autres congénères, ni même qu'elle le paraît ici sous un faible grossissement.

Les nombreuses analyses du rhizome du *Pteris* pourraient nous dispenser totalement de l'examen de ce sujet, si notre attention n'était fixée sur certains détails peu précisés jusqu'à présent. L'un d'eux consiste dans l'observation que tous les faisceaux du rhizome, axiles et périphériques, ne sont nullement concentriques dans l'acception précise de ce terme, car

la zone des tubes cribreux, le vrai liber, est interrompue en face des deux pôles de la lame vasculaire. C'est donc la même disposition que nous avons vue dans le *Polypodium*, et qui n'a pas manqué d'être aperçue par M. Sachs, comme le prouve une belle figure donnée dans son Manuel (1). Le faisceau du *Pteris* devrait être plutôt envisagé comme bicollatéral que comme réellement concentrique; il possèderait un arc libérien externe, l'autre interne. Un semblable arc libérien renferme une couche de tubes cribreux tantôt simple, tantôt double; elle est simple dans les arcs externes des faisceaux axiles et dans les arcs internes des faisceaux périphériques; dans les autres arcs, elle est double, et alors les tubes les plus rapprochés de la lame vasculaire sont beaucoup plus larges que ceux de la couche plus éloignée. Le même rapport a été déjà signalé pour le *Dicksonia*.

Sur la périphérie du faisceau, entre la couche de parenchyme amylifère (sous-endodermique) et l'arc des tubes cribreux, on trouve une zone de cellules très étroites que M. Dippel considère comme des fibres libériennes, tandis que M. Russow les qualifie de protophloème. Ces cellules sont en effet très longues et fusiformes, et leur membrane est fortement épaissie par rapport à leur diamètre. Leur contenu est, il est vrai, dépourvu d'amidon, mais il renferme toujours un noyau ellipsoïde ou arrondi. Ce tissu (le protophloème) du *Pteris* n'a donc rien de commun avec les tubes cribreux primaires, d'autant plus que la membrane de ses éléments est totalement lisse. La couche du parenchyme amylifère, ci-dessus mentionnée, possède une origine commune avec l'endoderme et constitue avec lui une partie intégrante du faisceau. Une autre couche (périvasculaire) également amylifère, sépare les arcs des tubes cribreux d'avec la lame vasculaire. En un mot, chaque tube doit toucher à trois, ou tout au moins à deux éléments différents, savoir : un tube voisin, le protophloème et le parenchyme périvasculaire.

(1) Sachs, *Traité de Botanique*, p. 131, fig. 84.

La longueur des tubes cribreux, isolés par la macération, oscille entre 1mm, 5 et 2mm, 5. Leur forme est celle d'un prisme coupé par une surface très oblique, ou quelquefois taillée en biseau par deux surfaces très inclinées.

Les cloisons terminales, inclinées et par conséquent allongées, contiennent toujours des pores larges et si nombreux, si rapprochés, que la membrane du tube, notablement épaissie, y est réduite à des bandes étroites, dirigées transversalement ou obliquement et reliées en un véritable réseau (pl. 3, fig. 4 et 5).

Les parois latérales des tubes sont également munies de pores qui sont arrondis ou elliptiques et généralement beaucoup moins nombreux. Ils sont plus rares et moins apparents dans les parois qui séparent un tube cribreux d'avec un élément hétérogène. Dans une cloison séparant deux tubes voisins, les pores peuvent être très espacés, ou tout aussi rapprochés que dans les cloisons terminales. Dans le dernier cas, la membrane normale est réduite à des bandes horizontales ou un peu inclinées, quelquefois même reliées en réseau lorsque la cloison est suffisamment large.

Il n'y a que peu de chose à dire sur la structure intime et les propriétés de la membrane normale des tubes. Si dans cette membrane on reconnaît quelques couches de densités différentes lorsqu'elle se gonfle sous l'influence de la potasse caustique, dans l'eau elle paraît presque homogène. La couche intérieure, ou plutôt périphérique, ne se distingue que rarement par sa réfringence d'avec la masse générale. La lamelle médiane est toujours parfaitement visible en relief; sous l'influence du chlorure de zinc iodé, une lumière brunâtre, tandis que la membrane propre est colorée en bleu par ce réactif.

Le contenu des tubes du *Pteris aquilina* est aussi pauvre que celui des autres Archégoniées vasculaires : le protoplasma y est réduit à une couche pariétale très mince, tandis que tout l'intérieur du tube est rempli d'un liquide aqueux. A la couche pariétale adhèrent des globules brillants, de différentes grandeurs (pl. 2, fig. 1); ces globules, assez rares près de la

membrane normale, sont accumulés en nombre considérable dans le fond de chaque pore, masquent sa structure et la rendent trop souvent impossible à deviner. Ces globules n'atteignent jamais ici le volume que nous leur verrons dans l'*Equisetum Telmateia;* ils se colorent par le carmin en rose tendre, en brun par les solutions iodées, ce qui nous fait supposer qu'ils se composent essentiellement de substances protéiques.

Mais la chose principale qu'il nous a été donné de reconnaître dans les tubes du *Pteris*, c'est la structure de leurs pores, en un mot, de ces parties qui sont homologues aux vrais cribles des Phanérogames. On pourrait, peut-être, trouver de semblables détails de structure dans les pores des autres Archégoniées, du moins des autres Fougères, si nos moyens optiques et nos méthodes de préparation étaient plus parfaits qu'ils ne le sont aujourd'hui.

Lorsqu'on examine avec soin et sous un grossissement considérable la membrane intacte d'un des pores latéraux du tube, si ce pore n'est pas masqué par les globules brillants, s'il est suffisamment large et appartient à la catégorie des pores espacés, il est souvent aisé de reconnaître que la membrane du pore n'est nullement homogène, mais qu'elle contient des anneaux plus réfringents que le reste (pl. 3, fig. 2). Ces anneaux sont isolés, ou confluent les uns avec les autres, s'ils sont plus accumulés dans le pore. Leur nombre est très variable et dépend plus ou moins de la largeur du pore lui-même. La macération des tubes cribreux les rend complètement invisibles (pl. 3, fig. 5). La substance entourée par l'anneau réfringent paraît posséder les mêmes propriétés optiques que la substance qui relie les anneaux eux-mêmes; cependant, leurs propriétés chimiques sont totalement différentes. Le chlorure de zinc iodé colore l'intérieur des anneaux en brun, tandis que tout le reste du pore ne se colore pas, ou acquiert une teinte légèrement bleuâtre (pl. 3, fig. 3 *a*). En chassant le réactif par l'eau distillée, on voit les anneaux et toute la structure primitive reparaître sans aucun changement (pl. 3, fig. 3). Nous avons répété bien des fois cette expérience

sur la membrane du même pore, toujours avec le même succès, ce qui prouve que cette membrane n'est homogène ni au point de vue optique, ni au point de vue chimique.

La substance spéciale, circonscrite par les anneaux, paraît se dissoudre dans la potasse caustique, car, après l'avoir traitée par ce réactif, nous voyons que l'intérieur des anneaux produit l'effet optique d'un trou, et bien que le réactif soit chassé au moyen de l'acide acétique, l'addition du chlorure de zinc iodé ne provoque plus de coloration brune dans l'intérieur des anneaux : la substance qui les remplissait a été évidemment détruite par la potasse caustique. Les propriétés de cette substance ressemblent donc à tous égards à celles de la substance calleuse qui recouvre les cribles des tubes dans les Phanérogames.

Cette structure compliquée de la membrane des pores ne peut être discernée que sur des coupes d'une grande ténuité. Examinées dans l'eau distillée, elles montrent que la surface de cette membrane est un peu ondulée, et que dans la ligne médiane (prolongement de la lamelle médiane) on · ouve deux, trois, quatre (rarement davantage) granules brillants, dont le diamètre égale plus ou moins l'épaisseur de la lamelle médiane (pl. 3, fig. 1 et 2). Ces granules semblent être la continuation de la lamelle médiane interrompue de place en place; ce ne sont en réalité que les coupes de ces anneaux réfringents dont nous avons remarqué la présence et la disposition en examinant les pores par leur surface. Ces granules ne sont en aucune relation avec les inégalités de la membrane du pore; leur nombre dépend plus ou moins de la largeur du pore.

En faisant agir le chlorure de zinc iodé sur une préparation de ce genre, on voit la membrane du pore rester incolore, sauf dans les particules qui sont renfermées entre deux granules voisins et qui traversent toute l'épaisseur de la membrane. Ces particules se gonflent un peu sous l'influence du réactif et se colorent en brun foncé (pl. 3, fig. 2 *a*). Lorsqu'on chasse le réactif par l'eau distillée, chaque particule colorée se contracte et se décolore; ses contours latéraux s'effacent tota-

lement, sauf dans le plan médian où elle a été rétrécie par les globules réfringents, ou plutôt par l'anneau dont ces globules ne sont qu'une section. Quand on remet la préparation dans le chlorure de zinc iodé, la coloration brune de ces mêmes particules reparaît aussitôt, et ainsi de suite.

La réaction de la potasse caustique sur une préparation semblable fait dissoudre totalement les particules qui se coloraient en brun par les réactifs iodés; une nouvelle addition de chlorure de zinc iodé n'en fait plus découvrir aucun vestige. La partie calleuse une fois dissoute, il reste un vide à sa place, mais ce vide ne possède plus la forme de la substance disparue, car la potasse, en faisant gonfler la membrane du pore, produit cet effet que le vide semble diminuer beaucoup en diamètre et acquiert l'aspect d'une fente mince, traversant toute l'épaisseur de la membrane et ayant partout la même largeur.

Ces dernières observations concordent parfaitement et expliquent les faits constatés par l'examen de la structure du pore intact.

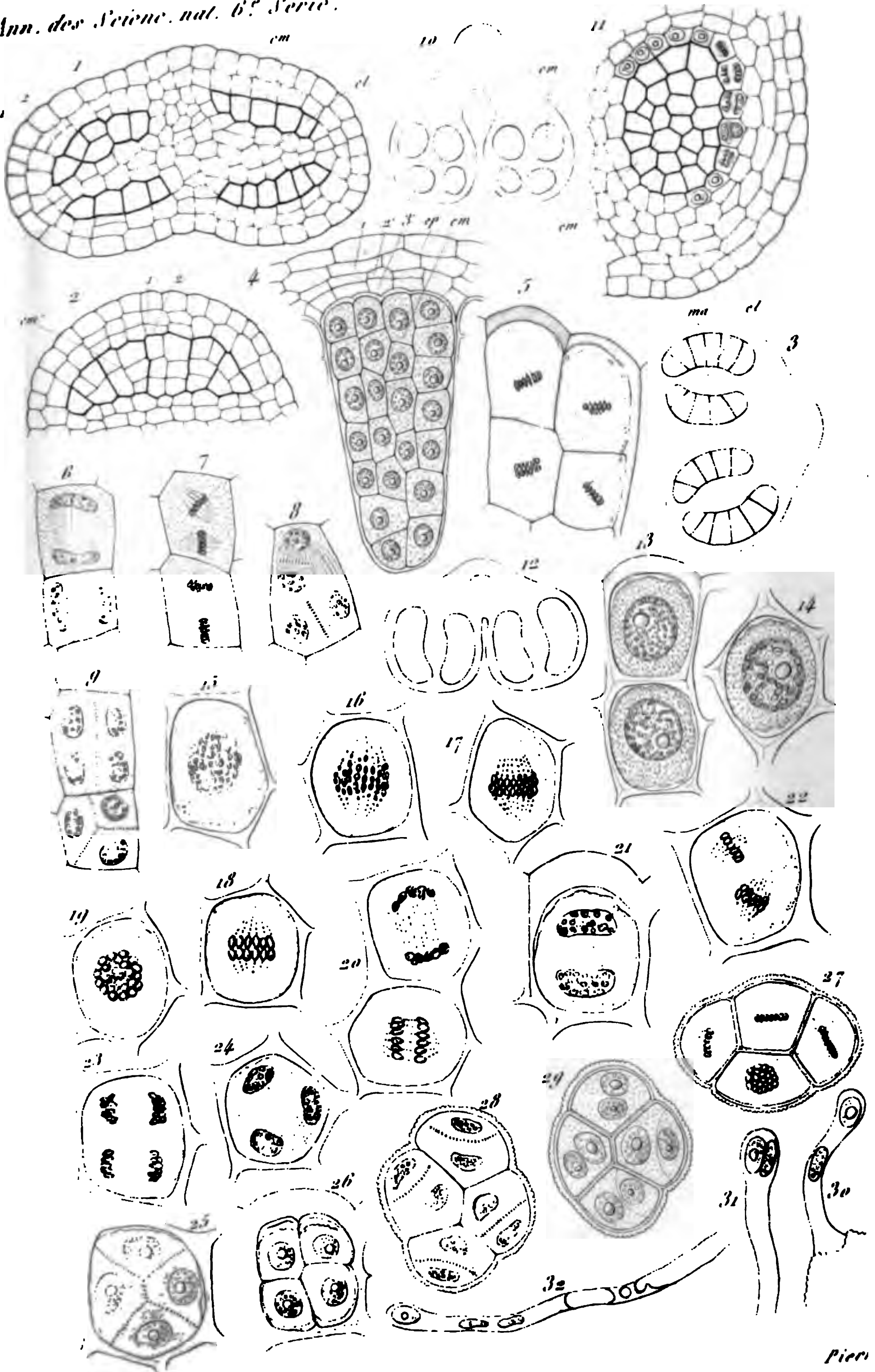
Nous apprenons de cette manière que la membrane du pore simule, dans le *Pteris aquilina*, un vrai crible dont les trous seraient remplis d'une substance spéciale et limitée par des anneaux réfringents. Cette substance n'est nullement du protoplasma perçant la membrane en travers; c'est ce qui est prouvé par le carmin et même par un examen attentif de la préparation dans l'eau distillée. Le chlorure de zinc colore cette substance bien plus fortement que les globules protéiques voisins. On ne peut envisager cette matière particulière autrement que comme une transformation de la cellulose en substance calleuse. Ainsi la structure du pore dans les tubes du *Pteris aquilina* est parfaitement semblable à celle du jeune crible dans certaines Phanérogames avant sa perforation, mais cela n'aboutit jamais à une communication immédiate du contenu des deux tubes voisins. Du moins, nos recherches n'ont toujours donné qu'une réponse négative à cette question.

Après avoir étudié la structure des pores latéraux, passons

5 6 1 7 4 15 8 14 2 3 9 10 13 11 12

Rostafinski del. Pierre sc.

Hydrurus.



L. Guignard del. Pierre

Développement du pollen des Orchidées.

maintenant aux larges pores des cloisons terminales, ou aux pores des cloisons latérales réticulées comme ces dernières (pl. 3, fig. 4). Notons d'abord que les recherches deviennent ici très difficiles à cause de la ténuité de la membrane des pores. Cette membrane, examinée en surface (lorsqu'elle est débarrassée des granules brillants et du protoplasma qui y adhère) et sous un fort grossissement, présente un aspect marbré, ou plutôt elle produit l'effet d'une couche de Bactéres accolées les unes aux autres. En traitant la préparation par le chlorure de zinc iodé, on voit les veines qui représentent le fond, rester sans aucun changement, tandis que les îlots irrégulièrement agencés se colorent en brun clair. En remplaçant le réactif par l'eau distillée, on fait disparaître la coloration et reparaître le dessin primitif sans aucun changement, et ainsi de suite.

Une coupe verticale de la membrane d'un pore semblable nous démontre que celle-ci ne possède qu'une faible épaisseur et se compose d'une série de particules, dont les unes sont plus réfringentes et indifférentes à l'action du chlorure de zinc iodé, tandis que les autres sont moins réfringentes et se colorent en brun par ce réactif. En un mot, la membrane de ce pore est percée par la substance calleuse, qui y forme de petits îlots; à cet égard, sa structure rappelle beaucoup celle que nous avons trouvée dans les pores latéraux.

L'analyse des tubes cribreux du *Pteris aquilina*, que nous venons d'exposer, a été un peu trop longue peut-être, mais nous l'avons jugée indispensable, parce que cette Fougère a été la seule parmi les Archégoniées vasculaires dans laquelle nous ayons pu examiner notre tissu d'une façon plus précise, trouver certains détails intéressants et reconnaître quelques ressemblances avec les tubes des Phanérogames. Toutefois, il n'y a ici ni perforation des cribles, ni enveloppe calleuse recouvrant les cribles, ni influence de la saison sur la structure des cribles, comme nous le verrons plus tard dans les tubes des Phanérogames.

Osmendacées.

Osmunda regalis.

Sauf quelques remarques de M. Dippel sur les tubes de l'*Osmunda* (1), nous ne trouvons d'autres observations sur la structure intime de cette plante que les analyses de M. de Bary (2).

D'après ce botaniste, les tubes cribreux constituent dans l'*Osmunda* une zone presque ininterrompue dans le liber qui entoure et relie les faisceaux vasculaires. Cette zone reste simple en face des faisceaux; elle s'épaissit alternativement, et s'enfonce dans les rayons médullaires. Le genre *Todea* ne diffère en rien du genre *Osmunda* à l'égard du système libéro-ligneux.

En ce qui concerne la disposition des tubes dans la tige de l'*Osmunda regalis*, nous n'avons rien à ajouter à la description si concise et en même temps si exacte de M. de Bary, ce petit détail excepté, qu'on trouve constamment dans les rayons médullaires quelques tubes épars qui ne sont pas rattachés aux prolongements radiaux de la zone des tubes.

Les tubes cribreux de l'*Osmunda* possèdent la forme d'un prisme terminé par deux surfaces obliques, souvent très inclinées. Ils sont toujours plus larges que les cellules voisines du parenchyme libérien et s'en distinguent aussi par l'épaisseur, la réfringence et la structure de leur membrane.

Les cloisons terminales sont parsemées de pores arrondis quoique très rapprochés les uns des autres. Le diamètre de ces pores est assez considérable lorsque la cloison est fortement oblique; il diminue beaucoup si la cloison est moins inclinée et par conséquent plus courte. Toutefois la structure de la membrane des pores est assez particulière; elle consiste en ce que la membrane n'est pas lisse, mais épaissie de place en place (pl. 3, fig. 6). Ces épaississements forment de petites

(1) Dippel, *Bericht*, p. 144.
(2) De Bary, *l. c.*, p. 360, 361.

nodosités dont le nombre est proportionnel au diamètre du pore. Malgré cette particularité, les plus forts grossissements ne nous ont ici révélé rien de semblable à ce que nous venons de voir dans le *Pteris aquilina;* la membrane du pore nous a toujours paru homogène, sans aucune trace de substance calleuse.

La membrane épaissie de la cloison elle-même possède une structure plus compliquée que dans le *Pteris;* elle est composée de cinq couches dont les deux extérieures et la lamelle médiane sont plus réfringentes que les deux couches intermédiaires.

Les parois latérales, séparant deux tubes voisins, ressemblent entièrement aux parois terminales et ne diffèrent que par le nombre et la densité de leurs pores dont le diamètre est certainement très variable, mais dont la forme et la structure sont absolument les mêmes (pl. 3, fig. 6).

Le contenu des tubes cribreux est tout à fait semblable à celui des plantes congénères; les globules protéiques sont assez nombreux dans le fond des pores et plus accumulés auprès des cloisons terminales qu'autre part. Leur diamètre varie considérablement; lorsqu'ils sont plus volumineux, on peut reconnaître, plus distinctement qu'ailleurs, que leur couche périphérique est plus réfringente et plus dense que leur masse intérieure.

OPHIOGLOSSÉES.

D'après M. Russow, les faisceaux libéro-ligneux de ces plantes, sauf dans le rhizome de l'*Ophioglossum vulgatum,* contiennent du protophloème dont les cellules se distinguent par une membrane très épaissie et par un diamètre considérable, surtout dans le *Botrychium.*

Entre ce protophloème et le tissu vasculaire, M. Russow prétend trouver des cellules courtes, dont les cloisons horizontales sont recouvertes de substance calleuse, et se colorent en jaune par le chlorure de zinc iodé, tandis que leur contenu acquiert au voisinage de ces cloisons une teinte violacée ou

rouge brique. Pour ce motif, M. Russow voudrait considérer ces cellules comme des tubes cribreux, quoiqu'il n'ait pu trouver de cribles dans leurs parois latérales (1).

A propos du rhizome de *Botrychium rutæfolium*, M. Russow nous apprend que le protophloème y forme une zone continue de cellules très larges, ayant une membrane épaissie et munie de pores nombreux; cette zone est séparée de l'endoderme par une couche de cellules riches en amidon (2). Il en est tout autrement dans le rhizome de l'*Ophioglossum vulgatum*, où les faisceaux ne manifestent pas la présence du protophloème.

A ce propos, M. Russow distingue deux types de tubes cribreux dans les Archégoniées vasculaires : les *vaisseaux cribreux* (Siebgefässe), caractérisés par des cloisons horizontales, recouvertes de substance calleuse et probablement perforées, et les *tubes cribreux* (Siebröhren), caractérisés par leurs bouts effilés et par la présence de cribles dans leurs parois latérales. Les Prêles et les Ophioglossées doivent servir d'exemple du premier type, les Fougères du second.

Enfin M. de Bary n'a pas manqué de reconnaître l'insuffisance des observations de M. Russow et de provoquer de nouvelles recherches sur ces « tubes présumés (3) ».

Botrychium Lunaria.

L'examen des tissus libériens, dans le rhizome de cette plante, nous a donné des résultats tout différents de ceux de M. Russow. Nous avons trouvé que le liber, contenu entre l'endoderme et l'anneau vasculaire, se compose des trois tissus suivants : le premier est le parenchyme sous-endodermique qui forme une couche simple et interrompue de place en place (4); le deuxième, qualifié de protophloème par M. Russow, n'est rien autre chose qu'une couche de tubes cribreux ; le troisième

(1) Russow, *l. c.*, p. 118.
(2) *Ibid.*, p. 120, fig. 157.
(3) De Bary, *l. c.*, p. 360.
(4) Russow, *l. c.*, fig. 157 à droite.

enfin touche à la zone vasculaire et se compose de cellules parenchymatiques.

Les tubes cribreux du *Botrychium* ont la forme de prismes terminés par des cloisons plus ou moins obliques et munies de pores. Ces pores ne manquent pas non plus dans les parois latérales des tubes, mais ils y sont beaucoup moins nombreux. Le diamètre des pores varie sensiblement, leur forme est toujours arrondie ou elliptique. La membrane des pores est assez mince et contient des épaississements semblables à ceux que nous venons de voir dans l'*Osmunda*. La membrane générale des tubes est bien plus épaisse et plus réfringente que celle des cellules parenchymatiques voisines; sa structure est cependant tout aussi simple que dans le *Pteris*. Elle est constituée par trois couches seulement, dont deux sont assez épaisses et la troisième (la lamelle médiane) est bien plus mince, mais plus dense en même temps.

Le contenu des tubes cribreux est composé d'un liquide aqueux et d'une couche mince de protoplasma pariétal, à laquelle sont accolés de nombreux petits globules luisants. Ces globules sont rassemblés dans le fond des pores et surtout autour des cloisons terminales, où ils forment des groupes plus nombreux d'un côté que de l'autre.

Ophioglossum vulgatum.

Nous n'avons pas étudié les tubes et les faisceaux de cette plante d'une manière spéciale, mais nos observations nous ont suffi pour pouvoir déterminer le liber des faisceaux collatéraux du rhizome et du pétiole comme étant un mélange de parenchyme et de tubes cribreux disséminés sans aucun ordre apparent. Les tubes cribreux y ont le même aspect que dans le *Botrychium;* leurs cloisons terminales sont obliques ou à peu près horizontales. Le diamètre des tubes est généralement un peu plus fort que celui des cellules parenchymatiques; leur membrane est aussi épaisse que dans celles-ci, mais elle se gonfle dans l'eau beaucoup plus aisément et se colore en bleu

verdâtre par le chlorure de zinc iodé. Les globules luisants, contenus dans les tubes, sont nombreux, mais petits et presque égaux en diamètre.

LYCOPODIACÉES.

La structure des faisceaux de ces plantes a été spécialement étudiée par M. Dippel (1) et M. Russow (2), mais rien de positif n'a été dit par ces observateurs sur la question des tubes cribreux. C'est à M. de Bary que nous devons les détails les plus précis sur la forme et l'organisation de ce tissu dans les *Lycopodium clavatum* et *annotinum* (3). D'après M. de Bary, les tubes de ces plantes ont la forme de prismes tellement longs qu'il est très difficile de rencontrer leurs cloisons terminales toujours très inclinées; leur membrane ne contient pas de cribles apparents et est munie de pores isolés ou rassemblés en groupes. Dans les espèces plus petites, on trouve aussi des éléments semblables au point de vue de leur forme et de leur contenu, mais absolument dépourvus de cribles distincts.

Lycopodium.

De toutes les espèces appartenant à ce genre, nous avons pu examiner les *L. clavatum*, *annotinum* et *complanatum*, où la structure et l'agencement des tubes sont absolument semblables. Tout le liber se colore en bleu par l'iode, les tubes cribreux quelquefois plus fortement que le parenchyme environnant (*L. complanatum*). En général, la membrane de tout le liber se gonfle beaucoup dans l'eau, dans la glycérine et même dans l'acétate de potasse; cette circonstance rend les recherches sur la structure des tubes assez difficiles et les préparations microscopiques impropres à conserver.

La disposition des tubes cribreux est suffisamment connue dans les Lycopodes; les éléments de ce tissu sont tantôt

(1) *Bericht*, p. 145; *Mikroskop*, p. 196, 354.
(2) *L. c.*, p. 229.
(3) De Bary, *l. c.*, p. 190.

dispersés dans le parenchyme du cylindre central, tantôt réunis en lames alternant avec les lames vasculaires. Ils ont toujours la forme de prismes tellement longs qu'il est difficile d'observer leurs sommets effilés. Leur membrane est assez épaisse et munie de pores, qui se trouvent dans les parois séparant deux tubes voisins et deviennent invisibles si la membrane vient à se gonfler. Les pores sont arrondis ou elliptiques et rassemblés en groupes plus ou moins distincts (pl. 3, fig. 11); on remarque dans leur fond ces granules luisants qui font toujours partie du contenu des tubes cribreux, mais qui sont ici moins riches qu'ailleurs.

EQUISÉTACÉES.

L'existence des tubes cribreux dans les Prêles a été, comme dans d'autres Archégoniées, reconnue pour la première fois par M. Dippel. Cet observateur a figuré les tubes de l'*Equisetum arvense* et les a décrits comme des éléments plus larges que les cellules voisines, ayant les cloisons transversales percées de petites ouvertures et entourées de substance muqueuse (1). Dans un ouvrage plus récent (2), M. Dippel cite les Prêles comme un exemple de tubes à crible simple et horizontal et figure les tubes de l'*E. hiemale*.

D'après M. Russow (3), les cloisons terminales des tubes des Prêles sont recouvertes de plaques calleuses se colorant en jaune par le chlorure de zinc iodé, tandis que les parois latérales sont complètement lisses. La figure de M. Russow représentant une section transversale du faisceau libéro-ligneux de l'*E. limosum* n'est pas suffisamment correcte.

D'ailleurs, personne n'a étudié les tubes des Prêles, l'attention ne s'étant toujours portée que sur leur disposition dans le faisceau libéro-ligneux (4).

(1) Dippel, *Bericht*, p. 146, fig. 19.
(2) Dippel, *Mikroskop*, p. 192, 193, fig. 97, 206, 207.
(3) *L. c.*, p. 141, 142, fig. 154.
(4) De Bary, *l. c.*, p. 342.

Equisetum Telmateia.

La tige de cette espèce contient un endoderme, contre lequel s'appuient des faisceaux plus larges que dans d'autres Prêles. Si l'on réunissait par des lignes droites les deux groupes vasculaires latéraux et le centre du méat intercellulaire dans un faisceau, on obtiendrait un triangle équilatéral, dont la base est parallèle à la périphérie de l'organe et plus longue que les deux côtés. La surface de ce triangle est presque entièrement occupée par le tissu libérien, qui forme un croissant dont la concavité regarde la périphérie de la tige. Cette concavité provient de ce que la couche de parenchyme sous-endodermique, séparant les tissus du faisceau de l'endoderme, se dédouble vis-à-vis du méat intercellulaire. Tout le croissant est composé de trois (plus ou moins) couches de tubes cribreux entremêlés de cellules parenchymatiques. La disposition de ces deux tissus n'offre ici aucune régularité et leur diamètre ne présente pas de différence notable, sauf dans plusieurs tubes plus larges que tous les autres éléments du groupe libérien. En tout cas, jamais un tube ne touche immédiatement à un trachéide.

Les tubes cribreux de l'*E. Telmateia* ont la forme de prismes rangés en séries longitudinales très régulières. Les cloisons qui séparent les éléments du tube sont dirigées dans un sens oblique (pl. 3, fig. 7); plus rarement elles sont horizontales ou fortement inclinées (pl. 3, fig. 8). La longueur de chaque article oscille entre 1 millimètre et 1 millimètre 1/2.

Les cloisons terminales sont toujours aussi épaisses que les parois latérales et ne possèdent jamais cette enveloppe calleuse que leur attribue M. Russow. Malgré leur ténuité, on reconnaît, à l'aide de forts grossissements, qu'elles ne sont pas homogènes, mais composées de cinq couches différemment réfringentes (pl. 3, fig. 8), comme cela a lieu dans l'*Osmunda*.

En outre, ces cloisons sont creusées de pores arrondis dont, les contours ne sont jamais aussi tranchés que dans le *Pteris*,

parce que le passage de la membrane générale à celle des pores n'est pas brusque, mais assez lent et graduel.

Les parois latérales, séparant deux tubes adjacents, possèdent la même épaisseur et la même structure (pl. 3, fig. 9) que les cloisons terminales, mais les pores y sont de beaucoup moins nombreux (pl. 3, fig. 10). Si la paroi sépare le tube d'avec une cellule parenchymatique, les pores y sont moins profonds de ce côté.

Les tubes cribreux de l'*E. Telmateia* contiennent, comme ceux des autres plantes congénères, une mince couche de protoplasma pariétal et de globules luisants qui y adhèrent. Le diamètre de ces globules est plus fort ici qu'ailleurs, ce qui les rend plus accessibles aux recherches sur leur nature et leur organisation (pl. 3, fig. 8). Sous un fort grossissement, on reconnaît que ces globules sont composés d'une substance homogène, plus dense et plus réfringente à la périphérie qu'à l'intérieur du globule. Le chlorure de zinc iodé les colore en jaune brun, le sucre avec l'acide sulfurique en rouge, ce qui prouve leur nature protéique. L'acide osmique ne les change en aucune façon, ce qui semble prouver l'absence de substances grasses. Le diamètre de ces globules varie beaucoup; il est tantôt très petit, tantôt assez considérable, mais ne dépasse jamais $0^{mm},0045$.

La disposition de ces globules ne présente rien de caractéristique; ils sont toujours plus nombreux au fond des pores qu'auprès de la membrane générale (pl. 3, fig. 10). Comme dans le *Botrychium*, nous les voyons s'accumuler en nombre plus considérable auprès des cloisons terminales et former un amas souvent beaucoup plus riche d'un côté de la cloison que de l'autre (pl. 3, fig. 7).

Equisetum limosum.

Les faisceaux libéro-ligneux de cette espèce possèdent la forme d'une ellipse allongée dans le sens du rayon de la tige; ils ont la même structure que nous leur connaissons dans

d'autres Prêles et chacun d'eux est entouré d'une couche endodermique. Si l'on réunit les deux groupes vasculaires latéraux par une ligne un peu convexe vers le centre de la tige, le faisceau sera partagé en deux moitiés dont l'extérieure sera constituée par le liber, et l'intérieure contiendra le méat intercellulaire provenant de la désorganisation du groupe vasculaire médian.

Le tissu libérien est plus ou moins circulaire en coupe transversale; il ne touche jamais à l'endoderme, car une couche de parenchyme sous-endodermique vient s'interposer entre l'endoderme et tous les tissus du faisceau. Le liber contient une dizaine ou une quinzaine de tubes cribreux, dont les plus larges, au nombre de trois ou quatre, occupent le centre du groupe libérien; vers la périphérie du groupe, les tubes diminuent graduellement en largeur et y sont entremêlés de cellules parenchymatiques.

La forme et la structure des tubes sont absolument les mêmes que dans l'espèce précédente, mais leur largeur est moindre et leur longueur dépasse rarement 1 millimètre. La membrane est plus ténue et le contenu moins riche en globules protéiques.

La structure et l'inclinaison des cloisons terminales sont les mêmes que dans l'*E. Telmateia*, mais les parois longitudinales des gros tubes de l'*E. limosum* sont munies de pores tantôt rares, tantôt si nombreux qu'elles acquièrent une apparence réticulée. En tous cas, les pores sont arrondis ou elliptiques et ne possèdent pas de contours bien arrêtés, ce qui dépend de la même cause que dans l'espèce précédente.

MARSILÉACÉES.

Les tubes cribreux de ces plantes ont été étudiés par les deux observateurs si souvent mentionnés. M. Dippel nous a donné la description et la figure de ce tissu dans le *Marsilea quadrifolia* (1). D'après lui, les tubes sont dispersés dans le

(1) Dippel, *Mikroskop*, p. 203, 359, fig. 101, 213.

parenchyme amylifère du liber des faisceaux. Ils sont semblables à ceux des Prêles; leurs cloisons terminales, plus ou moins inclinées, sont percées de petits trous à la façon d'un crible, tandis que les parois longitudinales sont lisses et ne contiennent pas de cribles, sauf dans des cas exceptionnels.

La disposition des tubes est tout autre d'après M. Russow (1); ils ne sont pas disséminés dans le parenchyme libérien, mais rangés en une zone interrompue en deux ou trois endroits, là où l'anneau vasculaire possède la moindre épaisseur. Dans chacun de ces arcs, les tubes larges occupent le centre et diminuent en diamètre vers les deux extrémités. La longueur des tubes est très grande et, d'après M. Russow, égale celle de l'entre-nœud. Leur membrane est assez épaisse et contient des cribles plus nombreux aux extrémités des tubes qu'ailleurs. Les cribles sont allongés dans le sens transversal, finement ponctués et se colorent en violet par le chlorure de zinc iodé, quoique plus faiblement que le reste de la membrane. Dans leur état adulte, les tubes sont totalement dépourvus de contenu et ne renferment que très rarement une substance brune, résineuse et mélangée de tannin. Le protophloème ne diffère en rien des tubes cribreux.

Quant aux racines du *Marsilea*, M. Russow n'y trouve que quatre tubes touchant immédiatement aux trachéides.

Marsilea Drummondii.

En étudiant la structure de la tige de cette plante, nous avons trouvé que les tubes y sont disposés de la manière indiquée par M. Russow. Ce tissu forme réellement deux anneaux concentriques, dont l'un est extérieur et l'autre intérieur par rapport à la zone vasculaire.

Ces deux anneaux sont interrompus dans deux ou trois endroits, faisant face aux parties étroites de la zone vasculaire. Le diamètre des tubes cribreux est en général un peu moindre dans l'anneau intérieur que dans l'extérieur; il diminue aussi

(1) Russow, *l. c.*, p. 4, 5.

en allant du centre vers les extrémités dans chacun des arcs qui composent l'anneau des tubes cribreux.

Les tubes du *Marsilea* possèdent la forme de prismes à terminaison oblique. Leurs cloisons terminales sont fortement inclinées et munies de pores nombreux qui peuvent former un réseau, comme dans le *Pteris* (pl. 4, fig. 7). La membrane de ces cloisons est épaisse et se compose de trois couches, dont l'une — la lamelle médiane — est de beaucoup plus mince que les deux autres. Les contours des pores sont aussi tranchés que dans le *Pteris;* leur membrane permet aussi d'y reconnaître les mêmes couches que dans les parties épaisses de la cloison.

Les parois latérales séparant deux tubes adjacents possèdent la même épaisseur et la même structure que les cloisons terminales; les pores y sont seulement beaucoup plus rares, quelquefois très éloignés les uns des autres, arrondis ou elliptiques (pl. 4, fig. 6). Il en est un peu autrement dans les cloisons qui séparent un tube cribreux d'avec une cellule de parenchyme; la lamelle médiane n'y est plus symétrique, mais elle se rapproche plutôt de l'intérieur de la cellule parenchymatique. Les pores ne se rencontrent pas dans la couche d'épaississement qui est plus mince et appartient à la cellule parenchymatique; ils ne manquent pas dans la couche plus épaisse qui se rapporte au tube cribreux, mais ils y sont petits, peu nombreux et peu apparents.

Le chlorure de zinc iodé colore la membrane des tubes en violet bleuâtre. Le contenu des tubes du *Marsilea* n'est pas nul, comme le prétendait M. Russow. Ces éléments contiennent au contraire une couche très mince de protoplasma pariétal avec des globules luisants qui sont accumulés dans le fond des pores (pl. 4, fig. 6, 7) et surtout auprès de la cloison terminale.

SALVINIACÉES.

Un demi-siècle s'est écoulé depuis que Bischoff a tenté de faire l'analyse du faisceau axile dans le *Salvinia natans*, et

semblé reconnaître que ce faisceau était uniquement constitué de tubes brunâtres, obliquement terminés et ayant un contenu granuleux; aussi, n'ayant pu trouver de vaisseaux dans son tissu, il l'assimila au liber des plantes supérieures (1).

Les recherches de M. Strasburger sur les *Azolla* ont donné un résultat tout différent (2). Il a trouvé que le faisceau libéro-ligneux de l'*A. filiculoides* est composé de vaisseaux spiralés, très variables en diamètre et réunis au centre du faisceau, ainsi que de cellules parenchymatiques allongées et formant une zone autour du groupe vasculaire. M. Strasburger attribue la simplicité du faisceau au genre de vie des *Azolla* (3) et assimile sa structure à celle des Fougères. Dans l'*A. nilotica*, dont la tige est bien plus épaisse, M. Strasburger (4) a trouvé, en outre, des vaisseaux annelés, mais pas de vaisseaux scalariformes; les grands vaisseaux s'y sont concentrés dans la partie inférieure de la tige horizontale et forment un demi-cercle dont les bouts regardent en haut. Tout le reste du faisceau est composé de cellules à parois minces et de petits vaisseaux qui y sont disséminés; une couche de cellules semblables au péricambium enveloppe la totalité du faisceau. La couche corticale interne est lignifiée dans les vieilles tiges comme dans les Fougères; ses cellules sont brunes et épaissies en fer à cheval, plus fortement vers le centre de la tige qu'à l'extérieur.

Salvinia natans.

Le manque absolu de connaissances sur la structure des faisceaux libéro-ligneux de cette plante nous a obligé à porter notre attention non seulement sur l'organisation des tubes cribreux, mais aussi sur les autres tissus et sur leur disposition dans le faisceau axile de la tige.

Si la forme du faisceau de la tige du *Salvinia rotundifolia*

(1) Bischoff, *Zur Naturgeschichte der Salvinia*, 1826, p. 67.
(2) Strasburger, *Ueber Azolla*, 1873.
(3) *Ibid.*, p. 28.
(4) *Ibid.*, p. 30, 31.

est celle d'un fer à cheval (1), elle est régulièrement cylindrique dans notre espèce. L'écorce qui entoure le faisceau est rendue caverneuse par les grandes lacunes aériennes et se compose des tissus suivants :

a. Couche extérieure épidermique;

b. Rayons cellulaires séparant les lacunes et reliant l'épiderme avec les tissus intérieurs : chaque rayon est constitué par 4 à 6 cellules disposées en une série radiale;

c. Couche compacte de cellules dont les parois intérieures (par rapport à l'axe de l'organe) sont fortement épaissies (pl. 4, fig. 1);

d. Deux couches de cellules plus petites provenant de la division d'une couche primaire. Cette division peut faire défaut dans quelques cellules qui relient ces deux couches en une seule. La couche externe affecte tous les caractères de l'endoderme; ses cellules contiennent du protoplasma et un noyau. Le même contenu se trouve aussi dans les cellules de la couche interne, dont le rapport avec l'endoderme est complètement le même que dans les faisceaux des Fougères et des Marsiléacées (2). Les cellules communes aux deux couches appartiennent par leurs caractères à l'endoderme et touchent immédiatement aux tissus du faisceau.

Le faisceau libéro-ligneux ne contient que trois tissus, savoir : les trachéides, les tubes cribreux et le parenchyme.

a. Les trachéides sont spiralés et annelés, les premiers généralement plus larges que les autres. Les trachéides scalariformes font complètement défaut, exactement comme dans les *Azolla* d'après M. Strasburger. Le diamètre des trachéides est excessivement petit dans les entre-nœuds de la tige, un peu plus grand dans les nœuds mêmes. La membrane de ces éléments est toujours très délicate et si peu épaissie que les anneaux ou les spires y sont quelquefois à peine visibles; ces épaississements se colorent en brun par le chlorure de zinc

(1) De Bary, *l. c.*, p. 294.
(2) Comparez : Russow, *l. c.*, 195, et De Bary, *l. c.*, p. 369.

iodé et deviennent plus apparents dans les trachéides plus larges qui se trouvent dans les nœuds de la tige. La ténuité de la membrane des trachéides ne permettrait pas de les reconnaître dans les coupes transversales de la tige, si la pression des cellules voisines exercée sur les trachéides ne venait à notre aide. A cause de cette pression, les parois des trachéides deviennent un peu concaves, ce qui ne se voit jamais dans les autres éléments du faisceau (pl. 4, fig. 1).

A l'aide de ce moyen, nous avons reconnu que les trachéides, au nombre de 7 ou 8, sont disposés en un croissant dont le centre contient des éléments plus larges que les deux extrémités. Quelquefois, le croissant peut être interrompu par le parenchyme interposé dans la série vasculaire (pl. 4, fig. 1). En tout cas, les trachéides du croissant, les seuls qui existent, sont séparés de l'endoderme par les autres tissus qui les environnent de tous côtés et rendent le faisceau du *Salvinia* réellement concentrique.

b. Le parenchyme est entremêlé de tubes cribreux sans aucun ordre apparent; ses éléments prédominent autour du croissant vasculaire, mais en général ils sont moins nombreux que les tubes. Leur forme est très allongée, car la longueur est d'une dizaine de fois plus considérable que la largeur.

c. Les tubes cribreux sont généralement un peu plus larges que les cellules du parenchyme; leur longueur est très considérable et égale à peu près la longueur de l'entre-nœud. Les cloisons terminales sont plus ou moins obliques (pl. 4, fig. 2); parfois, mais plus rarement, elles sont horizontales ou bien tellement inclinées qu'elles forment un angle de 20° avec les parois latérales.

Le faisceau axile du *Salvinia* est trop mince et trop délicat pour pouvoir être étudié sur des coupes longitudinales, qui sont cependant indispensables au contrôle des résultats obtenus par une méthode différente. Le procédé que nous avons employé à cette fin consistait à chauffer un instant la tige dans une faible solution de potasse caustique et à en dissocier les tissus à l'aide d'aiguilles. Cette méthode nous a donné des

résultats très satisfaisants, car elle attaquait fort peu les membranes et le contenu des éléments du faisceau. La ténuité des tissus a été toujours l'obstacle le plus sérieux dans nos recherches.

La chose la plus facile à voir, c'est la présence des granules brillants dans les tubes cribreux; ces globules adhèrent aux cloisons terminales et empêchent par leur éclat de reconnaître la structure de cette cloison et de discerner la présence des pores. Cette question peut être plus aisément résolue par l'examen des parois longitudinales vues de profil ou de face; on voit alors que les globules sont réunis en groupes et siègent dans le fond des pores, qui sont assez larges, mais peu profonds et difficilement reconnaissables (pl. 4, fig. 3). Toutefois, les contours de la membrane du pore sont presque invisibles, à cause de la réfringence des globules voisins.

Les tubes cribreux sont aisément reconnaissables dans des coupes transversales, parce qu'ils se distinguent des cellules parenchymatiques par leur membrane toujours incolore et par leur contenu qui semble être réduit aux globules brillants, dont les réactions microchimiques sont les mêmes que dans les tubes des plantes congénères.

Les tubes cribreux du *Salvinia* nous permettent de les considérer comme un tissu parfaitement analogue aux tubes des Prêles, des Fougères, etc. Il est encore à remarquer que le faisceau du *Salvinia* contient un liber bien développé et très riche en tubes cribreux, tandis que son tissu vasculaire se trouve fort dégradé, comme dans d'autres plantes aquatiques.

SÉLAGINELLACÉES.

Les tubes cribreux du *Selaginella arborea* sont dispersés, d'après M. Dippel (1), dans le parenchyme libérien; plus rarement ils sont réunis en petits groupes, composés de deux ou trois éléments. Leur diamètre est un peu plus fort que celui des cellules voisines, leur contenu finement granuleux. Leurs

(1) Dippel, *Bericht*, p. 145.

parois latérales sont tantôt lisses, tantôt munies de pores qui peuvent être petits et rares, ou plus grands et disposés en réseau.

M. Russow considère les cellules qui traversent le méat aérien comme étant analogues à l'endoderme, et trouve que le liber du faisceau est composé d'une couche de protophloème et d'une gaine de deux ou trois couches cellulaires. Le protophloème, séparé du bois par une ou deux couches de cellules-compagnes (geleitzellen), est très peu apparent dans les faisceaux développés (1).

Enfin, M. de Bary nous apprend (2) que les faisceaux des *Selaginella* sont dépourvus d'endoderme, et que leur liber est entouré d'une couche de petites cellules parenchymatiques. Il fait ausi mention qu'il y a, dans le liber des *Selaginella*, des éléments prenant la place des tubes cribreux, qui en possèdent la forme, la structure de la membrane et le contenu, mais qui sont dépourvus de cribles distincts.

Selaginella Martensii.

L'analogie des faisceaux de cette espèce avec ceux des Fougères est complète, il est vrai; mais, pour faire mieux comprendre la structure de leur liber, nous nous proposons d'analyser tous les tissus qui participent à la formation du faisceau axile.

a. Le tissu vasculaire est réuni en une lame centrale qui ne contient que des trachéides; les petits trachéides spiralés et annelés occupent les deux bouts de cette lame, tandis que les grands trachéides scalariformes en constituent la partie centrale.

b. La lame vasculaire est entourée par une zone de petites cellules parenchymatiques, dont les parois sont minces et dont le contenu est assez riche en protoplasma granuleux, mais dépourvu d'amidon et de chlorophylle. La disposition de ces cellules n'offre aucune régularité; leur forme est allongée. On

(1) Russow, *l. c.*, p. 134.
(2) *L. c.*, p. 190.

ne trouve pas de pores, ni dans leurs parois longitudinales, ni dans leurs parois transversales (pl. 4, fig. 4).

c. L'anneau des tubes cribreux succède immédiatement à la zone parenchymatique et se compose généralement de deux couches d'éléments qui ont le diamètre et la longueur plus considérables et la membrane un peu plus épaisse (pl. 4, fig. 4). Les coupes longitudinales nous apprennent que les tubes cribreux forment des séries longitudinales plus ou moins régulières et se terminent par des cloisons plus ou moins obliques. Leur membrane, malgré toute sa ténuité, est parsemée de pores arrondis, qui sont plus nombreux dans la cloison terminale que dans les parois latérales. Les petites dimensions des tubes cribreux nous ont toujours empêché de reconnaître dans leur intérieur autre chose que des granules brillants accolés aux parois (pl. 4, fig. 5).

Dans l'anneau des tubes cribreux, nous avons remarqué une certaine quantité d'éléments dont la longueur est plus grande et la membrane un peu plus épaisse que dans les tubes eux-mêmes. Ces éléments sont dispersés sur la limite extérieure de l'anneau et touchent à la gaine du faisceau; on les reconnaît dans une coupe transversale par leur forme arrondie ou elliptique, par leur diamètre un peu plus faible que celui des tubes voisins qui sont quelquefois disposés en éventail (pl. 4, fig. 4). La signification de ces éléments et leur structure nous sont toujours restées obscures.

Nous avons considéré jusqu'à présent l'anneau des tubes cribreux comme étant complet; en réalité, il est toujours interrompu en face des bouts de la lame vasculaire, comme cela a lieu dans les Fougères. Dans ces endroits, la zone parenchymatique périvasculaire touche immédiatement à la gaine du faisceau, quoique sur leur limite on rencontre un certain nombre de tubes isolés.

d. La gaine du faisceau entoure de toutes parts l'anneau des tubes et le sépare du méat aérien circulaire. Elle est composée de deux couches cellulaires, qui confluent en une seule en face des bouts de la lame vasculaire, à l'endroit même où s'in-

terrompt l'anneau des tubes cribreux. Les cellules de cette gaine sont plus larges, mais en même temps plus courtes que les tubes; leurs parois sont plus épaisses que celles des tubes, mais moins riches en pores arrondis. Les cloisons terminales sont dirigées en sens plus ou moins oblique. Le contenu se compose de protoplasma et de grains de chlorophylle qui contiennent de petits granules d'amidon.

Il nous est encore impossible de comparer cette gaine à l'endoderme et à la couche sous-endodermique que nous voyons toujours dans les faisceaux des Fougères; cette analogie ne pourra être définitivement reconnue que quand nous aurons une idée plus exacte du développement des faisceaux dans le *Selaginella*. Maintenant, nous avons seulement voulu faire quelques remarques sur la structure de ces faisceaux, si semblables à ceux des Fougères, et c'est par recours aux lois de l'homologie que nous avons pu attribuer le rôle de tubes cribreux à des éléments dont la ténuité ne nous permettait pas de reconnaître l'organisation d'une manière précise.

ISOÉTACÉES.

Dans la tige de ces plantes, le liber est représenté, d'après M. Russow, par une zone qui entoure le bois central et qui forme la continuation immédiate du liber des faisceaux foliaires. Les cellules de cette zone ont la forme de prismes courts et aplatis et ressemblent, en coupe transversale, aux tubes cribreux des Conifères; leur membrane est assez épaisse et finement ponctuée. M. Russow attribue à ces éléments la fonction de tubes cribreux, et déduit leur forme exceptionnelle de l'organisation et de l'accroissement si caractéristique de la tige de ces plantes (1).

Les faisceaux foliaires sont collatéraux et organisés d'après le type des Prêles et des Ophioglossées (2). Les trachéides primaires semblent occuper le centre du faisceau, tandis que le

(1) *L. c.*, p. 139.
(2) *Ibid.*, p. 140.

protophloème se trouve sur la périphérie du liber. Leur bois est constitué par des trachéides annelés, spiralés et réticulés et des cellules-compagnes (geleitzellen). En outre, le faisceau de l'*Isoetes lacustris* contient une lacune aérifère qui ne paraît pas résulter de la désorganisation des trachéides primaires.

« Le faisceau foliaire de l'*I. Engelmanni* contient généralement trois lacunes qui siègent, comme la lacune unique de l'*I. lacustris*, entre le liber et les trachéides primaires (protoxylemzellen); elles sont entourées de cellules dont les cloisons radiales sont ondulées et résistent à l'action de l'acide sulfurique, comme celles de l'endoderme. Je m'en suis convaincu par l'analyse supplémentaire des exemplaires vivants, cultivés au Jardin de Berlin, dans l'été de 1871 (1). »

M. de Bary adopte l'opinion de M. Russow, lorsqu'il considère la zone indiquée comme une dégradation du tissu cribreux du faisceau axile et attribue à ses cellules aplaties un contenu clair et une membrane réfringente munie de pores, quoique dépourvue de vrais cribles (2). En ce qui concerne les faisceaux foliaires, M. de Bary nous apprend que les trachéides s'y développent selon le même ordre que nous voyons dans le *Cycas* et que leur liber ne contient pas de tubes cribreux distincts. La partie intérieure du liber est composée d'éléments prismatiques à membrane mince, tandis que la partie extérieure est formée d'éléments à membrane épaisse, qui se transforment en fibres tenaces dans les espèces terrestres (3). Enfin, M. de Bary ajoute que les faisceaux foliaires ne possèdent pas d'endoderme et contiennent des canaux d'origine douteuse, entourés de cellules dont la structure ressemble à celle de l'endoderme.

Isoetes Durieui.

Malgré tout notre intérêt pour l'étude des tubes cribreux dans la tige de cette plante, nous ne pouvons rien ajouter aux

(1) *Ibid.*, p. 140. Remarque.
(2) De Bary, *l. c*, p. 361.
(3) De Bary, *l. c.*, . 351.

résultats de M. Russow et de M. de Bary, car les matériaux dont nous avons pu disposer sont loin d'être suffisants pour ce genre de recherches. Pour cette raison, nous nous sommes borné à exposer seulement quelques détails concernant les faisceaux foliaires et dignes d'être notés.

La partie basale de la feuille est toujours beaucoup moins dure que son sommet et se laisse mieux couper en sens transversal ou longitudinal. En profitant de cette circonstance, nous avons fait toutes nos recherches sur cette partie de la feuille, tantôt développée, tantôt jeune encore.

Le faisceau foliaire développé possède la forme d'un trapèze, dont la grande base est indiquée par une série de trachéides qui ne se touchent jamais et sont disséminés dans le parenchyme amylifère (pl. 4, fig. 8). Les trachéides sont annelés ou spiro-annelés. La petite base du trapèze ne contient pas d'éléments caractéristiques et forme un passage insensible entre le tissu du faisceau et le parenchyme voisin.

Les deux côtés du trapèze sont occupés par deux arcs libériens qui se caractérisent par la petitesse de leurs éléments et par l'épaisseur des membranes; c'est le protophloème de M. Russow.

Les cellules qui constituent les deux groupes libériens possèdent la forme de prismes terminés par des cloisons horizontales; leur contenu est réduit à un petit nombre de globules brillants qui adhèrent aux parois (pl. 4, fig. 9). Elles ne contiennent jamais ni noyau, ni amidon, ce qui semblerait indiquer qu'elles ne sont autre chose que des tubes cribreux encore plus dégradés que ceux du *Salvinia* et du *Selaginella*. Nous n'osons cependant leur attribuer ce rôle d'une manière positive; d'autant plus qu'elles ne sont pas les seuls éléments du liber dépourvus de noyau et d'amidon. En réalité, on voit, à l'extérieur de chaque groupe libérien, quelques cellules à parois constamment minces et ayant le même contenu (pl. 4, fig. 8); mais il est excessivement difficile de retrouver ces cellules dans des coupes longitudinales et de reconnaître jusqu'à quel

point elles ressemblent aux tubes cribreux des autres Archégoniées vasculaires.

Au milieu du faisceau foliaire se trouvent toujours trois canaux aérifères symétriquement disposés; le canal central est un peu plus large que les deux latéraux. Chacun de ces canaux est entouré d'un anneau de cellules ayant tous les caractères de l'endoderme et ne renferme pas d'autre contenu, sauf quelques petits granules. Les cellules endodermiques et les autres cellules parenchymatiques du faisceau renferment non seulement du protoplasma, mais aussi de l'amidon.

La membrane de tous les éléments du faisceau se colore en bleu par le chlorure de zinc iodé, sauf la membrane des trachéides et celle des cellules endodermiques, qui se colorent en brun. Les parois radiales des cellules endodermiques sont aussi plissées que celles d'un vrai endoderme (pl. 4, fig. 8).

Outre les trois canaux qui se trouvent dans le faisceau foliaire, il y en a d'autres encore qui sont extérieurs par rapport à ses tissus. De chaque côté du faisceau on distingue en effet trois ou quatre méats intercellulaires, disposés en face des groupes libériens et entourés de cellules parenchymatiques tout à fait normales (pl. 4, fig. 8). Évidemment, ces méats n'ont rien de commun avec les trois canaux intérieurs.

Pour se rendre compte de la signification de ces canaux intérieurs problématiques, il faut absolument recourir à l'étude de leur origine. Cette étude nous apprend que ces canaux ne sont pas autre chose que des trachéides primaires, dont la désorganisation a commencé de très bonne heure, au moment où les trachéides secondaires n'ont pas encore commencé leur évolution (pl. 4, fig. 8). A cette époque, il est aisé de retrouver dans ces canaux les débris de leurs épaississements spiro-annelés; plus tard, cela n'est plus possible, non seulement sur des coupes transversales, mais aussi dans les coupes longitudinales.

De tout ce qui a été dit précédemment, il résulte que le faisceau foliaire de l'*Isoetes Durieui* présente quelques particularités remarquables, notamment : *a*. Évolution centrifuge des

trachéides; *b.* résorption des trachéides primaires; *c.* transformation des cellules voisines en endoderme; *d.* dédoublement du liber ou plutôt sa séparation en deux groupes distincts (1); *e.* dégradation des tissus libériens.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

La revue de la structure et de la disposition des tubes cribreux dans les Archégoniées vasculaires, que nous venons d'achever, nous conduit d'abord à ce résultat, que le liber des faisceaux de la tige contient toujours un tissu spécial, et le seul qui peut caractériser le liber, comme le tissu vasculaire caractérise le bois du faisceau. Nous avons retrouvé ce tissu dans toutes les classes de ce groupe du règne végétal, et qui plus est, dans tous les genres et espèces que nous avons étudiés. Le genre *Isoetes* est le seul qui nous ait laissé quelques doutes à cet égard; mais il faut supposer que des recherches plus spéciales feront rentrer cette plante si singulière dans la loi générale. Nous espérons aussi que des études embrassant un champ plus vaste que le nôtre ne feront que confirmer la présence de ce tissu dans toutes les Archégoniées vasculaires, car si nous avons dû exclure certains types du domaine de nos observations (*Azolla, Pilularia, Psilotum, Marattia*, etc.), les types congénères doivent donner une idée suffisante de l'organisation de leurs faisceaux (*Salvinia*, *Marsilea*, *Lycopodium*, *Osmunda*, etc.).

Ce tissu, si caractéristique pour le liber des Archégoniées vasculaires, est complètement homologue aux tubes cribreux des Phanérogames, quoiqu'il en diffère à certains égards. Cependant nous n'hésitons pas à lui conserver le nom de tubes cribreux, quoique ses éléments ne possèdent jamais de pores réellement perforés.

L'homologie indiquée trouve sa confirmation dans cette circonstance que les tubes cribreux forment le point central du liber et que, sauf le parenchyme libérien, ils sont souvent

(1) Comparez : Dippel, *Mikroskop*, fig. 110 (*Calamus Rotang*).

les seuls éléments qui constituent cette partie du faisceau libéroligneux. En effet, les tubes cribreux sont rarement dispersés dans le parenchyme libérien (*Ophioglossum*); plus souvent un groupe de tubes larges occupe le centre du liber (*Equisetum limosum*); mais généralement les tubes sont disposés en une couche qui est séparée de l'endoderme et du groupe vasculaire par le tissu parenchymatique, auquel viennent se joindre quelquefois d'autres tissus spéciaux.

Les tubes cribreux des Archégoniées vasculaires sont composés d'éléments prismatiques se terminant par des cloisons tantôt horizontales ou un peu obliques (*Equisetum*, *Ophioglossum*, *Aspidium*), tantôt fortement inclinées et allongées (*Lycopodium*, *Marsilea*, *Pteris*). Toutefois, ces cloisons terminales séparent toujours deux éléments de ce même tissu et ne touchent jamais aux cellules hétérogènes.

Généralement, la membrane est plus épaisse dans les tubes cribreux que dans les cellules du parenchyme libérien; le chlorure de zinc iodé la colore en bleu, parfois avec une nuance violacée ou olivâtre. Dans les tubes de faible dimension (*Salvinia*, *Selaginella*), elle paraît être homogène, même sous les plus forts grossissements. Dans la membrane des tubes plus larges, on reconnaît, au contraire, des couches différant entre elles par leur densité et leur réfringence. La cloison qui sépare deux tubes voisins est généralement composée de trois couches, dont deux sont plus molles et plus épaisses, tandis que la troisième — la lamelle médiane — est plus dense, plus réfringente, mais en même temps plus mince. Quelquefois cependant on y reconnaît cinq couches distinctes (*Equisetum*, *Osmunda*), dont les deux superficielles et la lamelle médiane sont plus denses, tandis que les deux intermédiaires sont plus molles et moins réfringentes.

Malgré ces différences d'épaisseur et de structure, la membrane des tubes cribreux est toujours, l'*Isoetes* excepté, plus ou moins richement munie de pores, qui correspondent tantôt aux cribles des Phanérogames, tantôt aux perforations de ces cribles, mais qui ne sont jamais réellement perforés. La dis-

position des pores dans les cloisons terminales peut être ramenée à deux types principaux entre lesquels se trouvent toutes les transitions, suivant que ces cloisons sont plus ou moins inclinées. Si la cloison est assez courte en raison de sa position horizontale ou peu oblique, ses pores sont assez petits, arrondis ou elliptiques (*Equisetum*); elle ressemble alors au crible solitaire du *Cucurbita*, dont les perforations seraient remplacées par des pores fermés. Si cette cloison est au contraire fortement inclinée, et par conséquent allongée, ses pores deviennent si larges et si rapprochés que la membrane normale se réduit à des bandes étroites et reliées en réseau; une cloison semblable peut être comparée à la cloison terminale des tubes du *Vitis*, dont les cribles seraient remplacés par de simples pores.

La disposition des pores dans les parois latérales rappelle aussi les tubes cribreux des Phanérogames. Ils sont petits, rares, ou même ils font totalement défaut dans ces cloisons, qui séparent les tubes d'avec les cellules parenchymatiques; tandis que dans les parois qui séparent deux tubes voisins, ils peuvent aussi être rares et petits, mais quelquefois ils atteignent des dimensions considérables et forment un réseau semblable à celui qu'on observe dans les cloisons terminales allongées.

Le passage de la membrane épaissie du tube à la membrane du pore est insensible (comme dans les Prêles) ou brusque (comme dans les Fougères), et c'est pour cette raison que les pores peuvent être bien accentués ou à peine reconnaissables lorsqu'on les examine dans une membrane étalée en surface.

La membrane qui forme le fond du pore peut être très mince, complètement homogène et aussi dense que la lamelle médiane; lorsqu'elle est plus épaisse, elle peut avoir une structure plus compliquée, analogue à la structure de la membrane générale (*Marsilea*) ou totalement différente (*Pteris*). Dans cette Fougère (*Pteris aquilina*), la membrane du pore est composée de deux substances différentes, dont l'une (la cellulose) forme un crible, tandis que l'autre (la substance calleuse)

bouche toutes les ouvertures de ce crible. Cette organisation est tout exceptionnelle pour les Archégoniées vasculaires et rappelle déjà les Phanérogames. En tout cas, les pores des tubes cribreux sont toujours fermés, même dans le *Pteris*.

En outre, les tubes cribreux des Archégoniées vasculaires possèdent un contenu bien différent de celui des Angiospermes. On n'y trouve jamais ni noyau, ni amidon, qui abonde dans les cellules voisines; leur intérieur est rempli d'un liquide aqueux, outre lequel on distingue encore une mince couche de protoplasma pariétal et une quantité plus ou moins grande de globules brillants, qui adhèrent à cette couche protoplasmique. Le diamètre de ces globules varie beaucoup et atteint les plus grandes dimensions dans l'*Equisetum Telmateia;* leur substance est éminemment albuminée, indifférente à la lumière polarisée, et plus dense à la surface du globule qu'à l'intérieur. Contre les parois latérales des tubes, ces globules sont peu nombreux : ils s'accumulent dans le fond des pores et se rassemblent surtout contre les cloisons terminales. Cette dernière circonstance nous semble indiquer leur analogie avec la substance muqueuse des tubes des Dicotylédones, d'autant plus que les globules sont souvent beaucoup plus nombreux d'un côté de la cloison terminale que de l'autre.

En somme, les résultats de nos recherches sur les tubes cribreux des Archégoniées vasculaires peuvent être résumés en ces termes :

Les tubes cribreux sont le seul tissu caractéristique du liber, dont ils constituent toujours une partie intégrante; ils sont totalement homologues aux tubes cribreux des Phanérogames, quoiqu'ils en diffèrent par leur contenu et par le manque de vrais cribles, qui y sont remplacés par des pores toujours fermés et disposés dans leurs parois terminales et latérales.

DEUXIÈME PARTIE.

GYMNOSPERMES.

Si Th. Hartig, à qui revient le mérite d'avoir découvert les tubes cribreux, niait leur existence dans les Gymnospermes (1), H. de Mohl fut le premier à annoncer que ce tissu fait partie du liber de ces plantes et à indiquer sa disposition dans leur écorce secondaire (2). Ce botaniste éminent constata que, dans les Taxinées et les Cupressinées, les tubes cribreux constituent des couches parfaitement régulières, qui alternent avec les couches des fibres et les couches du parenchyme libérien; il vit aussi que, dans le *Pinus*, l'écorce secondaire, dépourvue de fibres libériennes, se compose essentiellement de tubes cribreux et ne contient qu'un nombre assez restreint d'éléments parenchymatiques, rangés en couches concentriques assez irrégulières. En ce qui concerne les tubes eux-mêmes, ils possèdent, d'après Mohl, une forme prosenchymatique; leurs parois sont minces, non lignifiées, et les cloisons radiales munies de pores réticulés. Quant au contenu des tubes cribreux, Mohl mentionne seulement que l'amidon y fait toujours défaut.

Schacht n'a pas beaucoup avancé ces notions, lorsqu'il a distingué trois types de tubes cribreux dans les Phanérogames, savoir : *a* tubes transversalement coupés par des cribles simples; *b* tubes terminés par des cloisons obliques et munies de plusieurs cribles; *c* tubes fusiformes contenant des cribles dans leurs parois radiales. Les tubes cribreux des Gymnospermes rentrent, d'après lui, dans le troisième type (3), quoiqu'il n'ait pu reconnaître de cribles dans les tubes de

(1) Hartig, *Die Entwickelung des Jahrringes* (*Botanische Zeitung*, 1853, p. 571).

(2) Mohl, *Einige Andeutungen über den Bau des Bastes* (*Bot. Zeit.*, 1855, p. 891).

(3) Schacht, *Der Baum*, 3e Auflage, 1860, p. 208.

l'If et n'ait fait que confirmer les données de Mohl sur la disposition de ce tissu dans les Taxinées et les Cupressinées (1). Schacht n'a pu trouver de fibres libériennes dans les parties jeunes de l'écorce des Abiétinées, mais il nota dans l'écorce de l'*Abies pectinata* et du *Picea vulgaris*, âgée de six, huit ou dix ans, la présence de cellules lignifiées occupant la place des tubes cribreux et fit la supposition que ces cellules ne sont autre chose que des tubes cribreux ainsi transformés (2). Cette métamorphose ne peut avoir lieu dans le *Pinus sylvestris*, parce que les tubes cribreux s'y dessèchent de bonne heure à cause de la formation précoce du rhytidome (3).

M. Franck n'a pu trouver de cribles dans les tubes de l'If (4). M. Dippel a enrichi la science en figurant les coupes transversales et longitudinales de l'écorce des *Pinus sylvestris*, *Juniperus communis*, *Taxus baccata*, *Larix europæa*, *Dion edule* et *Ephedra monostachya*; il a ajouté encore cette observation, que leurs tubes cribreux sont terminés par des cloisons obliques, également pourvues de cribles comme le sont les cloisons radiales (5).

Enfin M. de Bary fait la remarque que les tubes cribreux des Gymnospermes ne contiennent qu'un liquide aqueux, que leurs cribles sont perforés, selon toute probabilité, et que la formation du callus n'y a jamais été observée, sauf un cas douteux concernant l'*Abies pectinata* (6). D'après M. de Bary, les tubes des Gymnospermes sont allongés et terminés par des cloisons obliques par rapport au plan radial; les cribles sont insérés dans les cloisons radiales et terminales et y forment une série longitudinale, simple ou double.

(1) Schacht, *Der Baum*, 3e Auflage, 1860, p. 215.
(2) *Ibid.*, p. 209, 210, 212.
(3) *Ibid.*, p 213.
(4) Franck, *Ein Beitrag zur Kenntnis der Gefsäsbündel* (*Bot. Zeitg*, 1854, p. 159).
(5) Dippel, *Das Mikroskop*, IIter Theil, p. 132, fig. 54, 150, 151, 152, 153, 154, 155.
(6) De Bary, *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*, 1877, p. 188.

Toutes ces connaissances se rapportent, comme on le voit, à la forme et à la disposition des tubes dans les Gymnospermes; leur structure intime, leur développement et leur sort ultérieur ont été absolument inconnus jusqu'à ce jour.

Pinus sylvestris.

L'écorce secondaire de la tige du Pin est composée d'éléments agencés ainsi que nous le voyons dans d'autres Conifères et dans les Dicotylédones. La zone cambiale, qui engendre cette écorce, contient deux formes de cellules génératrices : les unes sont courtes et régénèrent les rayons médullaires, tandis que les autres, longues et terminées en biseau, servent de point de départ pour tous les autres tissus corticaux.

Outre les rayons médullaires, qui traversent l'écorce en sens radial et la divisent en fragments, nous pouvons distinguer dans une écorce développée trois tissus différents : le parenchyme libérien, les cellules à cristaux et les tubes cribreux.

Il y a deux espèces de rayons médullaires. Les uns sont étroits et composés, en coupe transversale, d'une seule série de cellules contenant du protoplasma, de l'amidon et un noyau; à mesure que leurs cellules s'éloignent de la zone cambiale, elles deviennent plus larges et plus riches en amidon. Les autres, beaucoup plus rares que les premiers, sont plus larges et plus hauts et contiennent un canal résineux dirigé dans le sens radial. Quelquefois les rayons de la deuxième espèce sont encore plus hauts parce qu'ils contiennent deux canaux résineux superposés; en coupe tangentielle, ils présentent alors la forme d'un biscuit, dont les deux portions élargies renferment chacune un canal résineux.

Le parenchyme libérien est engendré, comme dans les autres plantes, par les cellules du cambium, qui se divisent à cette fin par des cloisons horizontales ou un peu obliques. Ses éléments sont par conséquent disposés suivant des séries longitudinales, dont chacune est formée de plusieurs cellules superposées; les deux cellules terminales sont coniques ou cunéiformes, tandis

que les cellules intermédiaires sont cylindriques ou plutôt prismatiques. La membrane de ces cellules est d'abord lisse et incolore, mais avec le temps elle s'épaissit un peu, devient ponctuée et se colore plus tard en jaune brun. Leur contenu est composé d'un noyau, de protoplasma et de granules d'amidon qui grossissent et se multiplient à mesure que les cellules s'éloignent de la zone cambiale et augmentent leurs dimensions.

Les cellules à cristaux dérivent immédiatement des cellules cambiales, et leur ressemblent plus ou moins par la forme, le diamètre et la longueur. Tantôt elles sont complètement éparpillées parmi les autres tissus de l'écorce; tantôt elles forment de petites séries longitudinales, composées de deux ou trois éléments qui se touchent par leurs sommets un peu pointus. Mais cette forme et cette disposition des cellules à cristaux ne sont pas les seules qu'on puisse trouver; au contraire, on les voit souvent très courtes et intercalées dans la série du parenchyme libérien. Dans ce cas, ces cellules ne sont pas autre chose que des cellules parenchymatiques métamorphosées et non le produit immédiat des cellules cambiales; toutefois leur structure ne change en aucune façon. La membrane des cellules cristalligènes est toujours lisse, et non lignifiée; leur contenu est composé de cristaux prismatiques d'oxalate de chaux et d'une substance muqueuse, homogène, color ée en brun, et riche en tannin.

Les tubes cribreux sont plus nombreux que les trois éléments précédents de l'écorce secondaire; ils dérivent immédiatement des cellules cambiales et en possèdent la disposition, la forme et le volume. Leurs séries radiales seraient interminables si les cellules à cristaux et les cellules parenchymatiques ne venaient les interrompre de place en place; leurs zones concentriques sont aussi interrompues par les rayons médullaires, qui coupent toute l'écorce en portions plus ou moins régulières. La structure et le développement de ce tissu seront exposés plus tard, car ils ont été l'objet spécial de nos études.

En attendant, nous nous proposons de compléter notre description de l'écorce du Pin, et nous rappellerons d'abord que si les cellules à cristaux étaient irrégulièrement disposées dans l'écorce, il n'en sera pas de même pour le parenchyme libérien. Ainsi que le mentionnent H. de Mohl et M. Dippel, les éléments de ce tissu forment des couches concentriques plus ou moins régulières et alternant avec les couches multiples des tubes cribreux. Cependant, nos observations portent à croire que ces couches parenchymatiques sont plus éloignées l'une de l'autre que ne le figure M. Dippel (1), et qu'outre ces couches, il y a encore bon nombre d'éléments dispersés sans aucun ordre apparent parmi les tubes cribreux. Il nous paraît même vraisemblable que la production annuelle de l'écorce finit par cette couche parenchymatique développée en automne, et que, par conséquent, ces couches constitueraient ainsi les limites des zones annuelles de l'écorce. Toutefois, l'alternance de ces couches parenchymatiques avec les zones épaisses des tubes cribreux ne dure pas plus de deux ou trois ans, et s'efface bientôt par l'accroissement ultérieur des tissus parenchymatiques et par la dislocation de leurs éléments; c'est pourquoi, dans une branche âgée de plusieurs années, on ne peut plus reconnaître le nombre des zones primitives de l'écorce, ni discerner si ces zones sont réellement annuelles. Dès le moment où les tubes cribreux se sont complètement développés, l'aspect et la disposition des éléments récemment formés dans l'écorce secondaire changent beaucoup, parce que les tissus encore plus récents exercent une pression contre leurs devanciers et les distendent dans le sens tangentiel. Néanmoins, les cellules du parenchyme libérien et celles des rayons médullaires sont aussi douées d'un accroissement spontané, indépendant, parce qu'avec le temps elles augmentent de volume et arrondissent leurs contours; les tubes cribreux, ayant perdu leur vitalité, ne peuvent nullement suivre cette voie et sont, au contraire, comprimés en sens radial et dis-

(1) *L. c.*, fig. 155.

tendus en sens tangentiel. Ce changement dans la forme des tubes cribreux, leur destruction graduelle, pour ainsi dire, semble être plus rapide dans les tiges jeunes, recouvertes de périderme, que dans les tiges plus âgées où la tension des tissus a été diminuée par la production du rhytidome.

L'accroissement des cellules du parenchyme et des rayons continue toujours et aboutit à ce point que, de dispersées et séparées par le tissu des tubes cribreux qu'elles étaient auparavant, elles parviennent à se toucher immédiatement et commencent à se diviser par des cloisons radiales. En même temps, les tubes cribreux, qui constituaient la partie la plus considérable de l'écorce, deviennent de plus en plus comprimés et aplatis et ne remplissent ensuite, avec les cellules à cristaux, que les méats intercellulaires entre les grandes cellules arrondies des tissus ci-dessus mentionnés.

Avant de revenir à notre thèse principale, voyons encore quelle est la forme et la structure des tubes cribreux complètement développés.

Dans une coupe transversale, les tubes ont généralement la forme quadrangulaire et sont limités par deux cloisons tangentielles et deux radiales par rapport à l'axe de la tige (pl. 5, fig. 10). Les coupes longitudinales nous en donnent une idée exacte et nous apprennent que les tubes cribreux ont, comme les cellules cambiales, la forme de prismes terminés en biseau; le sommet du prisme est tantôt coupé par une cloison oblique regardant le plan radial de la tige, tantôt taillé en coin aigu par deux cloisons obliques également inclinées vers le plan radial. Les procédés de macération ont trop d'influence sur la forme générale du tube pour pouvoir en donner une idée réelle; les tubes isolés de cette façon sont gonflés, arrondis et deviennent fusiformes (pl. 5, fig. 13).

Les coupes pratiquées dans les trois directions de l'espace et l'isolement des tubes macérés nous démontrent que la disposition des cribles dans les parois est absolument la même que celle des pores aréolés dans les trachéides. Les cribles ne sont à trouver, par conséquent, que dans les cloisons terminales et

dans les parois radiales qui séparent deux tubes voisins. Leur nombre diffère suivant que nous examinons une paroi vraiment radiale ou une cloison terminale inclinée. Celle-ci est toujours très richement munie de cribles, qui y sont disposés en une série longitudinale et tellement rapprochés les uns des autres, que la membrane normale de la cloison se trouve réduite à des cadres plus étroits que les cribles eux-mêmes (pl. 5, fig. 8 et 14). C'est tout le contraire dans les parois radiales, où les cribles sont aussi alignés en une série longitudinale, mais tellement éloignés l'un de l'autre, qu'en somme ils y sont moins nombreux que dans les cloisons terminales, de beaucoup plus courtes (pl. 5, fig. 13). S'il arrive quelquefois de voir une portion de la paroi radiale très riche en cribles, c'est parce que la cloison terminale d'un autre tube vient se confondre ici avec elle; le trajet irrégulier des tubes dans le voisinage d'un rayon médullaire en est toujours la cause.

La membrane des tubes cribreux est colorée par le chlorure de zinc iodé en gris olivâtre, lorsque le réactif est très concentré; quand on dilue le réactif, cette couleur change complètement et devient d'un beau bleu violacé.

La paroi séparant l'intérieur de deux tubes voisins est composée de cinq couches, dont la médiane et les deux extérieures (intérieures par rapport à chaque tube pris séparément) sont plus minces, plus denses et plus réfringentes, tandis que les deux intermédiaires sont beaucoup plus épaisses, plus molles et moins réfringentes (pl. 5, fig. 10). Cette structure de la membrane a pour résultat que les tubes cribreux, coupés en sens transversal, se dissocient très aisément, même lorsque la coupe a été effectuée à l'aide d'un rasoir très tranchant. C'est que les couches molles se déchirent alors, tantôt toutes les deux, ce qui fait isoler les couches plus denses, tantôt l'une seulement, ce qui fait que la lamelle médiane tient à l'un des tubes voisins.

La lamelle médiane, qui se colore plus fortement par la méthylaniline que les autres couches de la membrane, est dédoublée aux points de contact de trois ou quatre tubes, par un

prisme composé d'une substance plus molle et moins réfringente que la lamelle elle-même (pl. 5, fig. 10). La même structure se voit aussi autour de chaque crible, où la membrane est un peu plus épaisse qu'ailleurs (pl. 5, fig. 8 et 9).

Le crible lui-même possède l'épaisseur, la densité et les autres caractères de la lamelle médiane et semble en être la continuation immédiate. Il ne s'en détache pas lorsque la membrane se déchire en couches séparées; il se colore en violet par la méthylaniline et en bleu clair par le chlorure de zinc iodé. L'épaisseur du crible est un peu plus grande au centre qu'à la circonférence. Les mailles du crible (pl. 5 fig. 11) sont autant de trous, qui traversent toute son épaisseur et établissent une communication directe entre l'intérieur des deux tubes voisins, exactement comme cela a lieu dans les tubes des Angiospermes. Cette perforation est cependant bien difficile à mettre en évidence, parce que les tubes totalement développés ne contiennent pas de substances protéiques, que l'on aurait pu colorer pour faciliter ainsi la solution du problème; néanmoins elle est claire dans des préparations très minces. Quoi qu'il en soit, pour nous mettre à l'abri de toute illusion d'optique, nous avons examiné des préparations très délicates dans une solution de carmin très concentrée qui remplaçait ainsi dans les cribles leur injection naturelle, le protoplasma; de cette manière, nous avons pu voir que les trous du crible étaient entièrement remplis de liquide rouge sans aucune interruption, tandis que la membrane du crible lui-même restait parfaitement incolore et transparente.

Les tubes complètement développés ne contiennent ni protoplasma, ni amidon et ne sont remplis que d'un liquide aqueux (1).

Après avoir acquis la forme et la structure que nous venons d'exposer, les tubes cribreux commencent à subir les conséquences de l'activité du cambium; les tissus plus récents exercent sur eux une pression radiale et une traction tangen-

(1) De Bary, *l. c.*, p. 188.

tielle et les aplatissent de plus en plus. Les parois radiales des tubes déviant de leur direction primitive, leur structure ne peut plus être étudiée avec succès sur des coupes tangentielles, mais seulement sur des tranches transversales de l'écorce. D'ailleurs, on ne voit s'opérer aucun changement important dans les tubes, pendant qu'ils s'atrophient et se trouvent totalement écrasés par les cellules parenchymatiques qui augmentent leur diamètre.

En hiver comme en été, on ne voit jamais de callus se former sur les cribles, qui sont à tout jamais dépourvus de leur enveloppe calleuse. Le seul changement qui a lieu dans ces tubes inertes, se réduit à une diminution de l'épaisseur de la membrane, qui résulte probablement de la perte de l'eau d'organisation.

Évidemment, les tubes cribreux du Pin sont tout autres que ceux des Archégoniées vasculaires; ils diffèrent aussi de ceux des Angiospermes, comme nous le verrons tout à l'heure en étudiant leur développement d'une manière plus spéciale.

Nous avons déjà mentionné que les tubes cribreux et les trachéides du Pin se ressemblent par la forme et par la disposition des cribles et des pores aréolés. Cette ressemblance provient de ce que les éléments de ces deux tissus sont les produits immédiats des cellules allongées, engendrées par les cellules cambiales et ayant au début la même forme et la même structure. Ces cellules contiennent d'abord du protoplasma granuleux et un noyau elliptique; leurs parois tangentielles et radiales diffèrent beaucoup en épaisseur et en structure. Les cloisons tangentielles sont toujours minces et homogènes, parce qu'elles sont récemment formées; les parois radiales et les terminales sont, au contraire, assez épaisses et composées de trois couches (pl. 5, fig. 1), dont deux sont denses et réfringentes, et la troisième, la couche médiane, est beaucoup plus molle et se colore plus faiblement par la méthylaniline. En outre, les parois radiales et terminales sont munies de pores simples, assez larges, mais peu profonds et disposés exactement de la même façon que le sont

les cribles dans les tubes, et les pores aréolés dans les trachéides. Ces pores sont donc beaucoup plus serrés et nombreux dans les cloisons terminales que dans les parois radiales et deviendront le point de départ des cribles ou des pores aréolés (pl. 5, fig. 1). Si une cellule semblable, produite dans la zone cambiale, passe dans l'écorce secondaire et va engendrer un tube cribreux, elle ne se divise plus et ne produit pas de cellules-compagnes (geleitzellen) comme cela a lieu dans les Angiospermes (1), mais elle se transforme directement en un tube cribreux. A cette fin, sa membrane devient plus épaisse à cause des nouvelles couches qui viennent s'appliquer à l'intérieur des couches anciennes et qui sont généralement au nombre de deux. La couche intérieure, touchant au contenu du tube, est toujours plus dense, plus réfringente que l'autre qui la relie aux couches anciennes. Il semblerait que, dès ce moment, la paroi radiale séparant deux tubes voisins devrait contenir sept couches, parce que de chaque côté des trois couches primaires deux nouvelles se sont adjointes. Il en est réellement ainsi autour des cribles et dans les angles où se touchent trois ou quatre tubes (pl. 5, fig. 10), comme nous l'avons déjà dit; mais ailleurs les cloisons radiales ne contiennent que cinq couches et ressemblent en cela aux parois tangentielles. Cette diminution du nombre des couches provient de ce que la couche molle intérieure, que nous avons vue dans les cellules cambiales, disparaît (sauf autour des cribles et dans les angles) et permet aux couches denses voisines de se rapprocher et se confondre en une seule, qui deviendra désormais la lamelle médiane.

Une structure plus compliquée n'a pu être trouvée dans la membrane des jeunes tubes cribreux, excepté dans quelques préparations effectuées en hiver, où les couches intérieures de cette membrane se gonflaient considérablement et se résolvaient en couches plus nombreuses, mais en même temps très minces.

(1) Wilhelm, *Siebröhrenapparat dicotyler Pflanzen*, 1880, p. 15.

Voyons à présent quels sont les phénomènes qui accompagnent la transformation des pores des jeunes tubes en cribles réels.

Au début, lorsque la membrane des tubes futurs devient plus épaisse par l'adjonction des couches nouvelles, la membrane de leurs pores n'est pas changée d'une manière appréciable; mais bientôt elle se gonfle un peu et cesse d'être lisse et homogène. Dans une coupe tangentielle, la membrane du pore paraît alors être composée de particules dont les unes sont plus réfringentes et font saillie à l'extérieur, les autres plus courtes et moins réfringentes alternent avec les premières (pl. 5, fig. 2).

Dans un état plus avancé, la structure du jeune crible, qui provient de la transformation de la membrane du pore, ne peut être cependant bien discernée qu'à l'aide du chlorure de zinc iodé. Ce réactif colore en brun les parties du jeune crible transformées en substance calleuse, tandis que les parties conservant leurs qualités antérieures restent totalement incolores ou acquièrent une teinte bleuâtre. On reconnaît ainsi, à l'aide du réactif, que le jeune crible est constitué d'une lame de cellulose recouverte de mamelons calleux tout à fait symétriques sur les deux faces (pl. 5, fig. 3). Évidemment, les particules réfringentes que nous avons notées dans l'état antérieur se sont gonflées et changées en substance calleuse aux deux bouts, tandis que dans la partie médiane elles ont conservé leurs qualités primitives.

Bientôt le jeune crible acquiert une structure plus caractéristique et plus facile à trouver que les deux états que nous venons d'analyser. Il paraît être constitué maintenant de cylindres verticaux reliés entre eux par des interstices assez étroits et moins réfringents; en outre, dans le plan médian de chaque cylindre on aperçoit un granule allongé ou plutôt une lentille ayant des propriétés optiques différentes de celles du cylindre lui-même (pl. 5, fig. 4). Le chlorure de zinc iodé colore les cylindres en brun, ce qui indique qu'ils sont composés de substance calleuse; ce réactif ne provoque, au con-

traire, aucune coloration dans la substance interstitielle et dans les petites lentilles que contiennent les cylindres, et c'est à peine si l'on peut entrevoir quelquefois une teinte gris bleuâtre ou verdâtre dans la substance interstitielle.

Si nous comparons cet état du jeune crible avec le précédent, nous serons amenés à ce résultat que la transformation de certaines parties du crible en substance calleuse a déjà fait un pas en avant, que chaque paire de mamelons calleux s'est soudée en un cylindre calleux au centre duquel on n'aperçoit qu'un débris de cellulose.

L'examen des cribles étalés en surface complète nos connaissances sur leur structure à ce moment. Nous reconnaissons de cette manière que le crible est alors constitué d'îlots fortement réfringents et reliés par une substance peu réfringente, remplissant les interstices et formant un réseau entre ces îlots (pl. 5, fig. 5). Le chlorure de zinc iodé provoque la même coloration que dans les cribles coupés en sens vertical; les îlots réfringents se colorent en brun, et leurs interstices tantôt restent incolores, tantôt acquièrent une légère teinte gris bleuâtre.

Dans les cribles des tubes encore plus avancés, on trouve la différence entre les cylindres calleux et le réseau cellulosique encore mieux accentuée. Le réseau cellulosique possède maintenant des contours bien arrêtés, tandis qu'autrefois ils étaient presque insaisissables; il nous semble même que ce réseau, par suite d'une certaine contraction, s'est solidifié et est devenu plus mince qu'auparavant (pl. 5, fig. 6). Les cylindres calleux qui bouchent maintenant toutes les mailles du réseau ont une hauteur très considérable par rapport à la ténuité du réseau; ils se sont un peu gonflés en biscuit et ne contiennent plus ces débris de cellulose qu'on y voyait autrefois et qui évidemment ont disparu, après s'être transformés en substance calleuse.

A partir de ce moment, les cylindres calleux bouchant les mailles du réseau cellulosique commencent à se gonfler encore davantage et à se souder autour de ce réseau; ils confluent si

bien, que peu à peu ils parviennent à former un callus verruqueux au milieu duquel on reconnaît toujours le jeune crible sous la forme d'un réseau cellulosique (pl. 5, fig. 7, 8, 9). Les proéminences de la surface du callus sont les vestiges des cylindres soudés en une seule masse et elles correspondent par conséquent aux trous des cribles. Elles s'effacent cependant à mesure que le callus se gonfle davantage et qu'il finit par devenir plus épais que la membrane normale du tube (pl. 5, fig. 8, 9).

A cette époque, les tubes cribreux du Pin ressemblent beaucoup à ceux de la Vigne dans leur état hivernal; dans les deux cas, les cribles constitués par de la cellulose sont fermés par des callus qui se colorent en brun par les réactifs iodés. Il arrive même quelquefois que les callus de deux ou de plusieurs cribles voisins se joignent en un callus commun qui embrasse les cribles et les bandes intermédiaires de la membrane normale. Ce phénomène, qu'on observe quelquefois dans la Vigne (1) et assez souvent dans le Noyer, provient du gonflement et de la soudure des callus très rapprochés, comme ceux-ci proviennent de la soudure des cylindres calleux isolés à leur origine. Il en est du moins ainsi dans le Pin.

La dissolution des callus commence bientôt après leur développement complet. Elle est provoquée par une cause inconnue, agissant pour chaque tube séparément. En effet, toutes les parties calleuses qui font saillie à l'intérieur d'un élément donné de ce tissu, se dissolvent simultanément, sans que les autres parties des mêmes callus, appartenant à d'autres tubes voisins, soient notablement changées (pl. 5, fig. 9); celles-ci se dissoudront aussi lorsque viendra le tour des éléments dont elles dépendent. Il en résulte que les deux moitiés du même callus, enveloppant un crible donné, sont indépendantes l'une de l'autre pendant leur destruction, tandis que pendant leur développement, elles se comportaient toujours de la même manière et étaient totalement symétriques.

Avant de se dissoudre, le callus se gonfle et se ramollit,

(1) Wilhelm, *Das Siebröhrenapparat dicotyler Pflanzen*, 1880, p. 32.

surtout auprès de sa surface extérieure qui était jusqu'à présent sa partie la plus réfringente; ses contours extérieurs deviennent un peu onduleux et de moins en moins arrêtés. Dans la substance même du callus, on voit tantôt des rayures radiales plus ou moins régulièrement disséminées, tantôt quelque chose comme de petites vacuoles arrondies ou elliptiques, ce qui semblerait indiquer que la dissolution de la substance du callus n'est pas exclusivement superficielle, mais en même temps intérieure. Quoi qu'il en soit, le callus diminue de plus en plus de volume et perd sa réfringence; ses contours deviennent de moins en moins réguliers et arrêtés, et il finit par se dissoudre sans laisser aucun vestige (pl. 5, fig. 10, 11, 12, 14).

Les tubes cribreux dont les cribles ont ainsi perdu leur callus ne sont plus propres à aucun changement ultérieur; ils sont arrivés à un état définitif, que nous pouvons désigner comme étant l'*état passif* de ces tubes. Désormais, leurs cribles seront toujours ouverts et dépourvus de substance calleuse, leur contenu sera exclusivement aqueux et leurs membranes ne subiront qu'une diminution d'épaisseur; peu à peu ces tubes seront comprimés et subiront le sort que nous avons signalé précédemment.

Après avoir ainsi exposé le développement des tubes cribreux du Pin, il nous reste maintenant quelque chose à dire sur leur contenu, dont nous avons fait abstraction jusqu'ici.

Un jeune tube cribreux récemment produit par l'activité de la zone cambiale, contient, comme toute autre jeune cellule, une certaine quantité de protoplasma granuleux et un noyau assez considérable. Ce dernier se désorganise de bonne heure, exactement comme on le voit dans les tubes des autres plantes vasculaires; il disparaît à l'époque où les jeunes cribles se composent déjà de cylindres distincts (pl. 5, fig. 4). Le protoplasma diminue aussi en quantité et se réduit bientôt à une mince couche pariétale; cette couche contient un certain nombre de petits granules brillants, qui sont surtout nom-

breux auprès des jeunes cribles où ils semblent confluer en plaques plus ou moins homogènes et réfringentes (pl. 5, fig. 9). Ces plaques, plus épaisses et plus brillantes que tout le protoplasma pariétal, correspondent d'un côté à ces agglomérations de granules brillants que nous avons vus au fond des pores dans les tubes des Archégoniées vasculaires; de l'autre, elles paraissent être analogues à la substance muqueuse qui est accumulée auprès des cribles dans les tubes des Dicotylédones.

Cette disposition du protoplasma dans les tubes cribreux se conserve jusqu'au moment où les cribles se sont délivrés de leur callus. A cette époque, le protoplasma disparaît complètement et les tubes cribreux ne contiennent plus qu'un liquide aqueux, ce qui indique que leur vitalité est totalement épuisée et que les éléments de ce tissu ont atteint l'état passif.

Ayant reconnu la coïncidence entre la dissolution du callus et la disparition du protoplasma dans les tubes du Pin, nous avons supposé qu'il pourrait y avoir un moment où les tubes contiendraient encore du protoplasma, bien que leurs cribles se fussent déjà ouverts. Les observations concernant les tubes parvenus à cet état de développement nous ont cependant toujours donné un résultat négatif, de sorte que nous pouvons considérer les tubes du Pin comme entièrement fermés jusqu'à l'époque où, en perdant leur contenu protoplasmique, ils passent à l'état passif.

Il nous semble presque inutile d'ajouter que le développement des tubes cribreux du Pin doit être étudié en été, quand la couche cambiale est le plus active; car en hiver, on ne trouve, entre le cambium et la zone des tubes cribreux passifs, qu'une petite quantité de tubes, arrêtés dans leur évolution par la saison rigoureuse.

Autres Conifères.

Nous venons de donner une analyse détaillée du développement, de la structure et du sort des tubes cribreux dans le *Pinus sylvestris*, parce que c'est sur cette plante que nos recherches ont été le plus complètes. Toutefois, nous avons tâché de reconnaître si les autres plantes du même groupe se comportent de la même manière à l'égard de notre tissu.

Ainsi, le *Pinus Laricio* ne diffère en rien du *Pinus sylvestris*; le développement et la structure des tubes cribreux y sont absolument identiques, comme le prouve la figure 4 tirée de cette espèce.

Dans l'*Abies pectinata*, les tubes sont tout à fait semblables; leurs cribles possèdent le même aspect et la même disposition que ceux du *Pinus*, avec cette différence que, dans l'*Abies* (pl. 5, fig. 14), la lamelle médiane de la cloison générale ne se dédouble pas auprès du crible, comme cela a toujours lieu dans le Pin. Les différents états du crible jeune que nous avons rencontrés dans cette plante prouvent que son développement s'effectue de la même manière que dans le Pin. Le callus du crible se soude souvent avec les callus voisins, devient distinctement poreux avant sa dissolution, tout comme celui du Pin; il disparaît enfin dans le même ordre que ce dernier.

Le *Ginkgo biloba* représente le deuxième type des tubes cribreux des Conifères, que caractérise une forme différente des cribles. Ceux-ci sont transversalement elliptiques et plus nombreux sur les parois radiales qu'il n'en était dans le Pin; leurs contours sont bien moins arrêtés que dans le Pin et le Sapin, parce que la membrane normale du tube est plus mince et passe dans le crible sans saut brusque. Il y a sans doute une certaine relation entre cet affaiblissement des contours des cribles et leur forme moins constante et moins définie, car, à côté de cribles simples et régulièrement elliptiques, on rencontre aussi des cribles divisés par des bandes étroites en plusieurs parties formant un crible pour ainsi dire com-

plexe. Les cloisons terminales des tubes sont aussi obliques que celles du Pin, et contiennent des cribles très serrés et plus allongés en sens transversal que ceux des parois radiales; ces cribles sont tantôt simples, tantôt partagés en plusieurs portions par des bandes assez étroites et, dans ce dernier cas, ils forment un réseau semblable à celui que nous avons vu dans le *Pteris aquilina*. Dans les tubes jeunes, les cribles sont recouverts de callus, ce qui fait présumer que leur développement est analogue à celui du Pin; le diamètre des tubes développés est bien plus considérable ici que dans le Pin et dans d'autres Gymnospermes.

GNÉTACÉES.

Quoique les matériaux dont nous nous sommes servi pour l'étude des tubes cribreux dans cette famille aient été bien peu suffisants, nous avons cependant pu constater que ce tissu est analogue à tous égards à ce que nous venons de voir dans le Pin.

Ainsi, dans l'*Ephedra altissima*, examiné dans l'état hivernal, nous avons vu les tubes cribreux adultes totalement semblables à ceux du *Ginkgo biloba*, avec cette différence que les cribles nous paraissent beaucoup moins nombreux dans les parois radiales.

Dans le *Gnetum Gnemon*, les tubes ont la même forme et la même structure. En outre, l'étude du développement de ce tissu nous a appris que l'évolution des cribles y est accompagnée de phénomènes complètement identiques à ceux que nous avons constatés dans le Pin. Un jeune crible contient des cylindres de substance calleuse qui se soudent ensuite en une masse générale, en un callus, au milieu duquel se trouve le crible constitué par de la cellulose. La dissolution des callus s'effectue ici dans le même ordre que dans le Pin; on voit bien souvent que, d'un côté de la cloison, les callus (ou plutôt leurs moitiés) ont totalement disparu, tandis que, de l'autre côté, ils n'ont pas encore commencé à se dissoudre. En un mot, les choses se passent exactement comme dans le Pin et le Sapin.

CYCADÉES.

Les tubes cribreux du *Cycas revoluta* ressemblent, par la forme et la disposition des cribles, aux tubes du *Ginkgo biloba*. Leur membrane générale est très mince et à peine deux fois plus forte que l'épaisseur du crible. Le crible lui-même est un peu plus épais au centre qu'à la circonférence; sa perforation est évidente dans de bonnes préparations, examinées sous un grossissement suffisant. Le développement des cribles n'a pu être étudié à cause de la petitesse de l'objet, mais rien ne s'oppose à admettre qu'il s'effectue de la même façon que dans les Conifères.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

L'examen du liber dans les Gymnospermes nous apprend que, comme chez les Archégoniées vasculaires, les tubes cribreux y sont toujours présents, souvent même plus nombreux que les autres éléments de l'écorce secondaire, et qu'ils sont homologues aux tubes cribreux des Angiospermes.

Les tubes cribreux des Gymnospermes ont la forme de prismes plus ou moins rectangulaires, terminés en biseau. Leurs parois tangentielles sont complètement dépourvues de cribles; les parois radiales en sont plus ou moins abondamment recouvertes; les cloisons terminales (obliques) contiennent des cribles si rapprochés l'un de l'autre, que la membrane elle-même ne forme entre eux que des bandes transversales ou reliées en réseau.

Les cribles ont la forme arrondie et les contours bien tranchés, lorsque la membrane générale du tube est épaisse et passe brusquement dans la membrane mince du crible (*Pinus*, *Abies*). Si la différence entre l'épaisseur du crible et celle de la membrane générale est moins sensible, ce qui a lieu lorsque cette membrane est plus mince, la transition est bien plus lente, les contours du crible bien moins arrêtés et sa forme

sujette à des variations notables. Ces variations consistent en ce que le crible est divisé par des bandes étroites de membrane normale en plusieurs cribles plus ou moins individualisés (*Ginkgo*, *Gnetum*, *Ephedra*, *Cycas*).

Les cribles des tubes développés sont perforés comme dans les Angiospermes, mais totalement dépourvus d'enveloppe calleuse ; ils sont donc uniquement constitués par de la cellulose, comme les cribles des tubes passifs dans les Angiospermes.

Le contenu des tubes adultes est éminemment aqueux, on n'y découvre aucune trace de protoplasma ou d'autre substance organisée, exactement comme dans les tubes passifs des Angiospermes.

Le développement des tubes cribreux est un peu autre dans les Gymnospermes que dans les Angiospermes; car les cellules produites par la zone cambiale s'y transforment immédiatement en tubes cribreux et ne produisent pas en même temps des cellules-compagnes (geleitzellen) ou du parenchyme libérien (cambiforme), comme cela a lieu dans les Angiospermes.

Les cribles dérivent des pores qui garnissent les parois des cellules produites par le cambium. A cette fin, la membrane du pore se transforme partiellement en substance calleuse, qui se gonfle et parvient à envelopper le jeune crible de toutes parts ; après quoi la substance calleuse se dissout sans laisser aucun vestige, met à nu le crible, dès lors perforé, et établit ainsi une communication immédiate entre l'intérieur des tubes voisins.

Le contenu de la cellule cambiale qui se transforme en tube cribreux diminue à mesure qu'elle s'approche de sa structure définitive ; le noyau disparaît le premier, tandis qu'une mince couche de protoplasma pariétal est encore conservée jusqu'au moment de la dissolution des callus, mais finit par ne laisser non plus aucune trace dans les tubes dont les cribles se sont déjà ouverts.

Au point de vue physiologique, la vie des tubes cribreux des Gymnospermes peut être divisée en deux époques, l'une *évolu-*

tive, l'autre *passive*. Pendant la première, les tubes cribreux sont en voie de développement et contiennent du protoplasma; mais leur contenu ne peut entrer en communication immédiate, parce que les cribles y sont encore fermés. Pendant la deuxième, les tubes sont d'abord stationnaires, et puis oblitérés par suite de la pression exercée sur eux par le parenchyme libérien; leur contenu, totalement limpide et dépourvu de substances organisées, communique à travers les cribles complètement débarrassés de substance calleuse. La première, l'époque évolutive, paraît correspondre, au point de vue physiologique, aux tubes cribreux des Archégoniées vasculaires; la deuxième, l'époque passive, est au contraire totalement analogue à l'époque passive qui achève la vie des tubes cribreux dans les Angiospermes.

TROISIÈME PARTIE

MONOCOTYLÉDONES.

De toutes les plantes monocotylédonées, nous ne pourrions citer qu'un très petit nombre dont les tubes cribreux aient été tant soit peu étudiés. Nous savons, il est vrai, que les tubes cribreux des Monocotylédones sont complètement homologues et analogues à ceux des Dicotylédones; que leurs cloisons terminales sont tantôt horizontales et changées en cribles solitaires, tantôt obliques et pourvues de plusieurs cribles (1); mais nous ne connaissons pas jusqu'à ce jour quel est le développement de ce tissu, et nous ignorons si la saison de l'année exerce sur ses éléments une influence semblable à celle qui se manifeste dans certaines plantes Dicotylédones (2).

Cette insuffisance d'observations à cet égard doit être attri-

(1) Dippel, *Das Mikroskop*, 2[ter] Theil, p. 213. — De Bary, *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*, p. 189.

(2) De Bary, *ibid.*, p. 184.

buée à deux causes : aux faibles dimensions des tubes cribreux et à la flore de notre climat, dans laquelle nous ne trouvons aucune plante monocotylédone douée d'une tige aérienne vivace. C'est pour la même raison que nos observations récentes ont dû être réduites à un très petit nombre d'exemples concernant exclusivement les tiges souterraines vivaces des plantes de notre pays. Les plantes exotiques, telles que les Palmiers, Pandanées, Aroïdées, etc., qui ne sont cultivées que dans les serres, ont dû par conséquent être exclues du domaine de nos recherches, car elles se trouvent dans des conditions anormales et sont soustraites aux changements périodiques des saisons de l'année.

Phragmites communis.

Nous avons choisi cette plante comme point de repère pour nos observations sur les tubes cribreux des Monocotylédones, parce que les dimensions des éléments de ce tissu, du moins dans les rhizomes les plus forts, sont encore assez considérables pour que leur structure et leur développement puissent être bien approfondis. D'ailleurs, le *Phragmites* a été la première plante où nous ayons reconnu que la communication du contenu des deux éléments superposés, interrompue en hiver par la formation d'un callus sur le crible, peut être rétablie au printemps par la destruction de ce même callus (1).

La forme, la structure et le développement des faisceaux libéroligneux dans cette plante sont absolument semblables à ce que l'on observe dans d'autres Graminées (2). Les tubes cribreux y sont entremêlés de cellules cambiformes bien plus courtes que ceux-ci ; ces deux tissus ont une origine commune, et l'ordre de leur développement est centripète. Les minces tubes primaires sont situés à l'extérieur du groupe libérien,

(1) Janczewski, *Sur la structure des tubes cribreux.* (*Comptes rendus*, 1878, 22 juillet).

(2) Sachs, *Traité de Botanique*, fig. 81. — De Bary, *l. c.*, p. 337.

tandis que les tubes plus larges et plus récents s'approchent le plus des vaisseaux.

Il ne nous a pas été donné de reconnaître le mode de développement des tubes primaires qui se forment aux dépens des cellules procambiales. En ce qui concerne les tubes les plus récents, ils ne dérivent jamais immédiatement des cellules procambiales; celles-ci se divisent au contraire, par des cloisons plus ou moins parallèles à la surface de la tige, en deux cellules ayant des dimensions et une destination différentes. L'une d'elles, c'est-à-dire celle qui regarde la périphérie de la tige, perd la faculté de se diviser et se transforme ensuite en un élément de tube cribreux, tandis que la deuxième, plus petite, conserve cette faculté et donne naissance à plusieurs cellules cambiformes. A cette fin, elle se coupe transversalement en quatre à huit cellules qui, tantôt continueront encore quelque temps la même division, et tantôt seront coupées chacune dans le sens longitudinal pour reprendre de nouveau la division transversale. Ainsi, chaque cellule mère du cambiforme peut donner naissance à une seule ou à deux séries de cellules cambiformes. Il nous reste encore à faire cette remarque, que la cellule procambiale répète quelquefois sa division longitudinale et engendre, à côté du tube cribreux, deux cellules mères du cambiforme au lieu d'une seule.

En tout cas, le cambiforme accompagnant les tubes cribreux dans le *Phragmites* présente beaucoup d'analogie avec ces cellules particulières (geleitzellen) qui accompagnent les tubes dans les Dicotylédones et surtout avec celles qui ont la faculté de se diviser en sens transversal, comme cela a lieu dans les *Cucurbita* et *Lagenaria* (1).

Un tube cribreux, à peine ébauché, ne diffère des cellules cambiformes ou procambiales que par ses dimensions et par le manque de la faculté de division. La structure de ses cloisons, comme la nature de son contenu, ne présentent au début rien de caractéristique; mais ces deux caractères changent au fur

(1) Wilhelm, *Das Siebröhrenapparat dicotyler Pflanzen*, p. 42.

et à mesure que l'entre-nœud qui le renferme se développe, et parviennent enfin à devenir tels qu'ils doivent être dans un tube adulte. Ces changements, sur lesquels nous avons porté notre attention, doivent être étudiés dans des entre-nœuds successifs, car c'est par ce moyen seulement que l'on parvient à relier les divers états du développement en une série correspondant aux changements successifs qui ont lieu dans la nature.

Dans un entre-nœud très jeune, où les deux gros vaisseaux ponctués de chaque faisceau libéroligneux n'ont pas encore commencé à se lignifier et se composent seulement de grosses cellules isodiamétriques, les tubes cribreux sont divisés en éléments superposés, par des cloisons horizontales qui ont déjà acquis une structure toute particulière. En coupe verticale une cloison de ce genre paraît être composée de particules intermittentes, dont les unes sont plus réfringentes et plus épaisses que les autres; on pourrait la prendre pour un crible achevé, si l'on ne prêtait l'attention nécessaire à sa structure. Les réactifs iodés prouvent d'une manière efficace que cette cloison n'est alors nullement perforée et qu'elle est constituée de pure cellulose.

Les coupes transversales du même entre-nœud nous donnent le moyen d'examiner ces cloisons par leur surface. Nous reconnaissons alors que les particules réfringentes constituent des îlots assez régulièrement disséminés dans la substance générale moins réfringente de la cloison, et y forment un réseau (pl. 6, fig. 1). Les réactifs iodés nous apprennent qu'à cette époque toute la cloison est encore uniquement formée de cellulose.

Les parois latérales des mêmes tubes sont à ce moment sensiblement plus épaisses que dans les cellules cambiformes voisines et contiennent des pores allongés en sens transversal, mais n'ayant pas de contours bien arrêtés.

Le contenu de ces tubes ne diffère pas beaucoup de celui des cellules procambiales ou des cellules cambiformes voisines; le protoplasma y a seulement diminué et ne constitue

qu'une mince couche pariétale, tandis que le noyau y est encore intact.

Dans un entre-nœud un peu plus âgé, dans les faisceaux duquel les gros vaisseaux ponctués se sont déjà lignifiés sans avoir encore perdu leurs cloisons transversales, nous voyons les tubes cribreux plus avancés dans leur développement; leurs cloisons transversales, les cribles futurs, ont acquis une structure plus compliquée. Lorsque nous examinons ces cloisons étalées en surface, dans des coupes transversales de la tige, nous apercevons que les îlots réfringents se sont accrus, rapprochés les uns des autres, et ont adopté une forme plus ou moins polygonale (pl. 6, fig. 2); maintenant ils se colorent en brun par le chlorure de zinc iodé, tandis que le réseau intermédiaire acquiert une teinte bleue violacée. Le réseau est donc constitué par de la cellulose, comme au début, tandis que ses mailles — les îlots — se sont transformées en substance calleuse. Cette transformation n'est cependant pas complète, comme le prouvent les coupes longitudinales, dans lesquelles on ne peut rien voir de positif sans les avoir traitées par le chlorure de zinc iodé. A l'aide de ce réactif, on reconnaît que la cloison de cellulose est recouverte de mamelons calleux, se correspondant sur les deux faces (pl. 6, fig. 3), et que cette cloison est mince dans les endroits recouverts de mamelons et plus épaisse dans les endroits libres, qui sont la section du réseau cellulosique (pl. 6, fig. 2). La potasse caustique dissout totalement les mamelons calleux et laisse à nu la cloison cellulosique, qui n'est pas encore perforée à ce moment (pl. 6, fig. 4).

Dans les tubes cribreux parvenus à cet état, le contenu est sensiblement changé; le noyau en a totalement disparu et le protoplasma pariétal commence à s'accumuler autour du crible futur, formant un amas plus considérable d'un côté de la cloison que de l'autre.

Dans un entre-nœud encore plus avancé, les cribles des tubes ont une structure plus aisément reconnaissable et, pour ainsi dire, plus simple. Ils sont composés de deux parties, à

savoir : d'un réseau cellulosique très délicat, et de bouchons calleux, qui en remplissent les mailles (pl. 6, fig. 5). Ces bouchons sont très hauts en comparaison de l'épaisseur du réseau et proviennent évidemment de la soudure des mamelons qui se correspondaient et que séparaient auparavant des lamelles de cellulose, métamorphosées maintenant en substance calleuse.

Plus tard, les bouchons calleux se gonflent un peu et se soudent latéralement pour former un callus général, entourant le réseau cellulosique de toutes parts; cette soudure peut commencer sur les bords de la cloison et avancer en sens centripète (pl. 6, fig. 6); elle peut suivre aussi l'ordre inverse, centrifuge. En tout cas, la cloison est maintenant composée d'un réseau délicat et d'un callus plus ou moins massif (pl. 6, fig. 7), qui diminue ensuite d'épaisseur, plutôt par contraction et par solidification de la substance calleuse que par sa dissolution partielle. La solidification du callus nous paraît être plus que vraisemblable, parce que, dans les cloisons plus minces et plus âgées, la différence entre la réfringence du réseau et celle de son enveloppe calleuse devient de moins en moins accentuée, et le réseau lui-même plus difficilement reconnaissable, à moins qu'on n'ait recours à la solution de potasse caustique.

Cet état des cloisons transversales, qui sont les cribles futurs, dure assez longtemps et peut être retrouvé dans plusieurs entrenœuds successifs. Il précède immédiatement la perforation du crible, phénomène qui lui fait acquérir sa structure et son aspect définitif. Ce phénomène n'a pu être directement observé, mais nul doute que le protoplasma d'un des éléments séparés par la cloison n'y intervienne et n'opère cette perforation à l'aide de prolifications qui s'enfoncent dans la cloison et finissent par la percer dans toute son épaisseur. Il est cependant certain que les ouvertures ainsi opérées correspondent aux mailles du réseau cellulosique, qui reste enveloppé d'une mince couche de substance calleuse ayant probablement subi une nouvelle contraction.

Un tube cribreux adulte (pl. 6, fig. 8) du *Phragmites* est découpé en éléments superposés, à l'aide de cribles simples, horizontaux ou plus ou moins inclinés. Il n'est cependant pas rare de trouver, dans les nœuds de la tige, des tubes dont les éléments sont terminés en coin et communiquent, chacun, avec deux éléments superposés, à l'aide de deux cribles inclinés en sens contraire. La structure du crible lui-même est toujours difficile à reconnaître à cause de sa ténuité, même dans les plus gros tubes. Sa perforation se voit très aisément lorsqu'on colore le protoplasma avec du carmin, mais sa constitution ne peut être étudiée que sur des coupes très délicates. Ces coupes, ainsi que le traitement des cribles intacts par le chlorure de zinc iodé, nous ont appris que ces cribles sont composés, comme dans les autres Angiospermes, d'un réseau de cellulose et d'une mince enveloppe calleuse recouvrant la surface de tout le réseau.

Les parois longitudinales des tubes adultes contiennent aussi une certaine quantité de petits cribles, qui semblent se développer et se comporter à la manière des cribles terminaux. Il nous est arrivé une fois seulement de trouver dans la paroi latérale un crible aussi grand et aussi visiblement perforé que le sont les cribles terminaux.

Les tubes cribreux du *Phragmites*, arrivés à cet état de développement que nous pouvons désigner comme leur *état actif*, possèdent un contenu protoplasmique bien pauvre et réduit à une mince couche pariétale, qui devient un peu plus épaisse autour du crible et plus riche d'un côté du crible que de l'autre (pl. 6, fig. 8). Tout l'intérieur de chaque élément est rempli d'un liquide aqueux; on n'y voit jamais ni amidon, ni ce mucus protéique qu'on trouve si souvent dans les tubes cribreux des plantes dicotylédones.

Après avoir exposé ainsi le développement des tubes du *Phragmites*, jusqu'à l'époque où ils ont atteint leur état actif, nous allons examiner maintenant leur sort ultérieur et les changements auxquels ils sont sujets durant leur existence.

Une difficulté essentielle se présentera au début des

recherches dirigées dans cette voie, c'est l'organisation de la tige souterraine, qui n'offre aucune indication sur l'âge d'un entre-nœud donné et de ses tubes cribreux. Pour cette raison, toutes les considérations sur la vie des tubes cribreux dans le *Phragmites* doivent rester plus ou moins vraisemblables et ne peuvent atteindre cette certitude qu'elles acquièrent dans les plantes dicotylédones.

De toutes les questions concernant la vie ultérieure des tubes cribreux, la plus intéressante est sans doute la question du rapport entre la structure des tubes et la saison de l'année. L'étude des vieux entre-nœuds pendant la saison d'hiver devrait nous donner une réponse positive, car dans ces entre-nœuds on est sûr d'avoir affaire aux tubes qui ont été actifs et qui possédaient, l'année précédente, des cribles développés et réellement perforés. Les entre-nœuds de cette catégorie sont précisément les plus difficiles à obtenir, surtout en hiver, quand tout est gelé.

Il y a certains indices qui caractérisent l'âge avancé du rhizome du *Phragmites*, savoir : la coloration brunâtre de la surface, l'épaississement et la lignification totale des membranes dans presque tous les tissus, et enfin l'apparition de globules protéiques autour du noyau de toutes les cellules parenchymatiques. Ces globules sont assez gros et généralement si nombreux qu'ils masquent la présence du noyau; ils se colorent aisément en rouge par les solutions carminées.

Dans des rhizomes de cet âge, les cribles des tubes sont fermés pendant l'hiver (pl. 6, fig. 10) par des callus plus ou moins volumineux, contenant le crible cellulosique. Il en résulte que les cribles des tubes actifs ont repris, en automne, la même structure qu'ils possédaient avant la perforation (fig. 7). Cette influence de la saison ne se manifeste que sur les cribles des tubes, leur contenu n'ayant pas subi de changement notable depuis l'époque où le tube a passé à l'état actif.

Dans les mêmes faisceaux de ce vieux rhizome, on rencontre aussi des tubes dont les callus sont plus épais sur les bords

qu'au centre, et, qui plus est, on trouve aussi des tubes dont les callus ont à peine commencé à se former et qui permettent d'étudier la marche de ce phénomène. On reconnaît, dans ce cas, que le gonflement de l'enveloppe calleuse du crible et par conséquent la disparition de ses perforations ne sont pas simultanés sur toute sa surface, comme cela aurait lieu dans les tubes des *Cucurbita*, *Lagenaria*, etc., mais qu'ils commencent sur les bords du crible pour atteindre peu à peu son centre (pl. 6, fig. 9). Il nous a été donné de voir, plus d'une fois, des cribles qui étaient encore perforés dans le centre, mais gonflés et fermés vers la périphérie et recouverts d'un callus épais sur les bords. Cette formation centripète du callus nous fait comprendre pourquoi l'on trouve si souvent des callus biconcaves et pourquoi ces callus n'adoptent leur forme typique qu'avec le temps.

Ces observations, et surtout la dernière, nous ont prouvé d'une manière très positive que les tubes actifs du *Phragmites* ferment leurs cribles à l'approche de l'hiver; elles ont fait aussi naître la supposition qu'un phénomène inverse doit avoir lieu au printemps, et que la communication entre le contenu des éléments voisins, interrompue durant l'hiver, se rétablit pendant le réveil de la végétation.

Ce n'est cependant pas dans tous les vieux rhizomes que nous avons trouvé les tubes cribreux fermés en hiver; il y en avait, au contraire, où tous les tubes possédaient des cribles ouverts et non calleux. Cette exception se laisse pourtant facilement expliquer, car ces tubes impassibles à l'influence de la saison ne renfermaient plus de protoplasma, ainsi que les cellules cambiformes voisines, et étaient déjà parvenus à un état que nous désignerons désormais comme l'*état passif* des tubes cribreux. Ils sont réellement inertes, ainsi que les cellules cambiformes voisines.

Ce fait de la dissolution du callus à l'approche du printemps, nous l'avons reconnu dans les tubes des entre-nœuds bien jeunes encore. Ces tubes possédaient, il est vrai, des callus bien développés sur leurs cribles; mais, selon toute vraisem-

blance, ils n'avaient pas encore atteint l'état actif et n'étaient pas ouverts avant la saison rigoureuse. Dans de semblables entre-nœuds, les tubes cribreux avaient, pour la plupart, des cribles fermés par des callus volumineux, ces callus étaient généralement plus épais au centre et avaient la surface lisse ou plus ou moins ondulée (pl. 6, fig. 12). Chaque callus contenait dans son plan médian un réseau délicat de cellulose; les petits cribles insérés dans les parois latérales des tubes avaient aussi la même structure (fig. 12, à gauche). Le contenu des tubes était constitué par un liquide aqueux et par une mince couche pariétale de protoplasma finement granuleux.

Les tubes cribreux conservaient cet état jusqu'au printemps. Les rhizomes du *Phragmites*, déterrés à la mi-mars et cultivés ensuite dans une chambre chauffée, nous ont présenté le phénomène de la dissolution des callus dès le 2 avril, lorsque nous avons repris l'examen de ce tissu. Bientôt après, le 8 avril, les tubes des mêmes entre-nœuds ou des entre-nœuds analogues ne possédaient que des cribles ouverts, totalement débarrassés de callus ou n'en conservant que de vestiges très rares et insignifiants. Cette expérience nous a montré que la destruction des callus est très rapide et simultanée dans tous les tubes dont les cribles ont été fermés durant l'hiver par des callus complets.

Le mode de destruction du callus dans les tubes du *Phragmites* est tout particulier, car chaque moitié du même callus se comporte d'une manière différente. L'une d'elles est plus promptement attaquée par le protoplasma voisin et reste homogène pendant sa désorganisation, qui commence par le centre de la cloison et avance jusqu'au bord, où le callus s'oppose le plus longtemps à ce phénomène destructeur (pl. 6, fig. 13). La seconde moitié commence à se dissoudre un peu plus tard et prend une structure toute particulière, en devenant striée dans le sens vertical ; de ces stries, les unes sont plus denses et plus réfringentes que les autres, qui semblent constituer la masse fondamentale de cette partie du callus. La

dissolution de cette moitié commence aussi par le centre et se propage vers les bords du crible (fig. 13); il semble même que la substance fondamentale, moins réfringente, disparaît la première, tandis que les bâtonnets plus réfringents se tiennent encore quelque temps sur le crible et rappellent alors les bâtonnets de cire sur l'épiderme de la Canne à sucre.

C'est ainsi que le crible est délivré du callus qui l'enveloppait de toutes parts et remplissait ses mailles. Le protoplasma pénètre ensuite dans ces mailles et établit une communication directe entre le contenu des éléments séparés par le crible. En ce qui concerne la structure du crible lui-même, sa ténuité ne nous a pas permis de décider d'une manière définitive si, après la dissolution du callus, le crible est réduit à un réseau de cellulose ou s'il contient en outre une mince enveloppe calleuse qui serait le résidu unique du callus autrefois si épais.

La destruction du callus présente toujours les phénomènes que nous venons de décrire, et les exceptions à la règle générale doivent être des plus rares, car il ne nous est arrivé qu'une seule fois de voir une certaine modification de ce phénomène. Elle consistait en ce que la moitié du callus, qui reste ordinairement homogène pendant sa dissolution, était recouverte d'une couche striée ainsi que l'était l'autre moitié du callus. Ce cas exceptionnel ne touche nullement la règle générale qui exige que les deux moitiés du même callus se désorganisent d'une manière différente, à quoi il faudrait encore ajouter cette observation que les moitiés supérieures des callus d'un tube donné se dissolvent toujours de la même manière, et les moitiés inférieures d'une autre façon.

Nous avons déjà mentionné que, malgré toute la ressemblance de l'état hivernal des tubes cribreux qui ont été ouverts autrefois avec l'état hivernal des tubes dont les callus se di ss vaient, pour ainsi dire, sous nos yeux, nous ne pouvons les identifier et les considérer comme étant réellement analogues. Nous l'aurions fait volontiers et nos recherches sur les tubes du *Phragmites* en seraient beaucoup plus complètes, mais nous serions entré en conflit avec le fait que, dans les mêmes

faisceaux, à côté des tubes fermés par des callus complets, il y en a d'autres encore qui se sont arrêtés dans leur développement et qui s'opposent à ce rapprochement.

Dans un vieux rhizome, les tubes cribreux retardés ont été en train de former leur callus par le gonflement du crible (pl. 6, fig. 9), comme cela a lieu dans les tubes du *Cucurbita*, par exemple. Dans un rhizome plus jeune, où nous avons été témoin de la destruction du callus, les tubes retardés contenaient, au contraire, des cribles ayant absolument la même structure que celle que nous avons observée pendant leur développement. Dans les plus jeunes de ces derniers, les moins avancés, les cribles étaient souvent composés d'un réseau de cellulose et de bouchons calleux remplissant ses mailles. On y voyait aussi toutes les transitions entre cet état primitif du crible et son état hivernal, et l'on pouvait reconnaître que les bouchons calleux se gonflent et se soudent dans l'ordre centrifuge en un callus complet enveloppant le réseau cellulosique de toutes parts (pl. 6, fig. 11).

Ces observations nous ont appris deux choses, savoir, que, dans le *Phragmites*, les tubes cribreux développés se ferment par des callus à l'approche de l'hiver, et que les tubes plus jeunes, qui n'ont pas encore été ouverts, peuvent aussi passer à l'état hivernal et s'ouvrir au printemps par la destruction de leurs callus. En outre, nos observations semblent indiquer que le développement des entre-nœuds souterrains est très lent et que leurs tubes cribreux n'atteignent pas l'état actif pendant la première année de leur existence, comme cela a lieu dans les tiges aériennes, mais qu'ils ouvrent pour la première fois leurs cribles (par la désorganisation des callus) au printemps de l'année suivante.

En somme, nous venons de voir qu'il y a beaucoup d'analogie entre le développement des cribles dans les tubes du *Phragmites* et des Gymnospermes, que les tubes du *Phragmites*, avant de passer à l'état passif, restent un certain temps à l'état actif, et que les cribles des tubes actifs se ferment en automne pour se rouvrir au printemps.

Typha latifolia

Les rhizomes de cette plante contiennent des tubes cribreux beaucoup plus petits que ceux du *Phragmites*, et par conséquent beaucoup plus difficiles à étudier exactement. C'est pour cette raison que nous n'avons pu vérifier si le développement des tubes et de leurs cribles s'effectue ici de la même manière que dans la plante précédente; cependant rien ne s'oppose à ce qu'on admette une complète analogie de ces phénomènes, et les Dicotylédones viendront à l'appui de notre supposition.

Une autre question d'un certain intérêt n'a pu également être résolue : c'est le sort des tubes cribreux. Nous n'avons pu constater si les tubes du *Typha* peuvent perdre leur contenu et atteindre l'état passif avant la mort du rhizome qui les renferme.

Enfin, la question de l'influence de la saison sur l'état des tubes cribreux actifs nous a donné une réponse positive, analogue à celle que nous avons tirée de nos études sur le *Phragmites*.

Les tubes cribreux du *Typha* ressemblent complètement à ceux du *Phragmites* par leur forme et leur structure, si nous les comparons à l'état estival. Leurs cloisons transverses sont transformées en cribles, dont les perforations servent à établir une communication immédiate entre le contenu des éléments voisins. Les parois longitudinales sont très minces et munies de petits cribles, comme dans le *Phragmites*.

Le contenu protoplasmique de ces tubes actifs est toujours réduit à une mince couche pariétale; la substance muqueuse, si commune dans les tubes des Dicotylédones, fait ici défaut, comme dans le *Phragmites;* elle est pour ainsi dire remplacée par le protoplasma fortement réfringent qui est accumulé d'un côté du crible et qui remplit ses mailles (pl. 7, fig. 4).

Tout autre est l'aspect de ces tubes en hiver. A cette époque, leurs cribles sont fermés par des callus assez épais et homo-

gènes (pl. 7, fig. 1). Cette règle générale est cependant sujette à des exceptions, qui consistent en ce que, à côté des tubes fermés, on en trouve d'autres ayant des cribles également épais, mais encore ouverts. Ces derniers ont été évidemment arrêtés dans leur métamorphose et servent de preuve que les tubes réellement fermés en hiver étaient totalement développés et ouverts l'été précédent. D'ailleurs, nous nous sommes toujours servi, pendant ces recherches, de rhizomes vieux, âgés de deux ans au moins.

Pendant la saison hivernale, les tubes cribreux du *Typha* contiennent aussi une mince couche pariétale de protoplasma, dans lequel on aperçoit un certain nombre de granules brillants ; ces globules sont de nature protéique et plus nombreux d'un côté du crible fermé que de l'autre (pl. 7, fig. 1). Ils paraissent remplacer en quelque sorte le protoplasma réfringent que nous avons vu auprès du crible en été.

La seule comparaison des tubes cribreux adultes dans les deux saisons suffit pour faire supposer que leurs cribles possèdent la faculté de se fermer pendant l'hiver et de se rouvrir au printemps. Cette supposition a été pleinement confirmée par une expérience directe qui, en outre, nous a appris la manière d'être de ce phénomène.

Les rhizomes du *Typha* ont été retirés, le 26 mars, d'un étang en partie recouvert de glace, et ils contenaient alors des tubes cribreux fermés par des callus; depuis ce moment, ils ont été cultivés dans une chambre chauffée. En voyant les feuilles se développer dans les bourgeons des rhizomes, le 8 avril, nous avons procédé à un nouvel examen des tubes cribreux et trouvé que, dans les uns, les tubes commençaient à se rouvrir, tandis que dans les autres ils étaient déjà revenus pour la plupart à l'état estival. Enfin, le 21 avril, tous les tubes, sans exception, ont reconquis leur aspect estival.

Les changements qu'on voit s'accomplir dans les tubes au printemps sont le contraire de ceux qui ont eu lieu en automne et qui ont abouti à fermer leurs cribles. Dans un callus homogène en hiver, on voit apparaître des stries verticales très

délicates (pl. 7, fig. 2), indiquant les voies des perforations futures; ces stries correspondent chacune au centre d'une maille du réseau cellulosique siégeant dans le callus. Bientôt après, tout le callus diminue en épaisseur et devient plus denses, tandi que les stries s'y changent en canaux étroits remplis de protoplasma et établissant une communication directe entre le contenu des deux éléments voisins (pl. 7, fig. 3). Cette communication une fois restituée, il ne reste au crible qu'à se contracter et à élargir un peu ses mailles, pour reprendre l'aspect estival, ce qui ne tarde pas à arriver (pl. 7, fig. 4).

La diminution de la substance calleuse, qui se manifeste d'une manière si évidente pendant le passage du crible de l'état hivernal à l'état estival, pourrait être envisagée de deux manières, soit comme une perte de cette substance (dissolution partielle), soit comme une condensation résultant de la perte d'une partie de son eau d'organisation. La première supposition pourrait être vraisemblable, si la surface des callus n'était pas aussi lisse qu'elle l'est toujours et si la substance paraissait plus ou moins distinctement poreuse; la deuxième est, au contraire, beaucoup plus probable et correspond aux phénomènes observés en automne. Ainsi envisagé, le phénomène printanier fait naître la supposition que les saisons de l'année, l'automne et le printemps, influent sur l'enveloppe calleuse du crible d'une façon inverse; qu'en automne la substance calleuse devient plus avide d'eau, qu'elle en absorbe beaucoup plus à cette époque, se gonfle et ferme les mailles du crible, et qu'au printemps, au contraire, elle rejette ce superflu de l'eau de constitution, se condense, se contracte, rétablit la perforation du crible et lui rend son épaisseur et sa structure primitives.

Le *Phragmites* et le *Typha* ont été les seules plantes monocotylédones qui ont pu nous servir à une étude approfondie des tubes cribreux. Les observations faites sur le *Sparganium ramosum*, au mois d'avril, nous indiquent que les tubes cribreux de cette plante ont une structure semblable à celle du

Typha, et qu'ils se comportent de la même manière à l'égard des saisons de l'année. Les tubes du *Chamædorea Karwinskyana* possèdent déjà une structure différente, car leurs cloisons terminales sont plus ou moins inclinées et contiennent toujours plus d'un crible; ils paraissent être ouverts aussi bien en hiver qu'en été. Toutefois, les tubes du *Sparganium* et du *Chamædorea* sont aussi pauvres en protoplasma que les tubes du *Phragmites* et du *Typha*, et ne contiennent jamais ni amidon, ni substance muqueuse.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les études des tubes cribreux des plantes monocotylédones, que nous venons d'achever, concernent, il est vrai, un très petit nombre d'espèces, mais elles permettent déjà de conclure que le développement et le sort ultérieur des éléments de ce tissu sont bien différents de ce que nous avons reconnu pour les Gymnospermes. Nous avons notamment constaté que les cellules procambiales ne se convertissent pas directement en tubes cribreux, comme les cellules cambiales des Gymnospermes, mais qu'elles se divisent dans le sens longitudinal en deux cellules inégales, dont la plus large se transforme immédiatement en un élément de tube cribreux, tandis que l'autre, beaucoup plus étroite, se cloisonne en travers et engendre toute une série de cellules cambiformes.

L'évolution du crible est accompagnée de phénomènes semblables à ceux que nous avons notés dans le *Pinus*, mais sa perforation s'effectue d'une manière toute différente, non par la dissolution totale du callus, mais par sa condensation et parce que le protoplasma perce la substance calleuse dans toute son épaisseur.

Enfin, la différence essentielle entre les tubes des Gymnospermes et ceux des Monocotylédones consiste en ce que les premiers sont absolument inertes et passifs à partir du moment où leurs cribles se sont ouverts, tandis que les seconds entrent alors dans la phase active, contiennent une certaine quantité de

protoplasma pariétal, subissent l'influence des saisons de l'année, et ne passent à l'état passif que quand l'organe de la plante touche lui-même à sa fin. Cette différence si importante ne provient pas de ce que la tige des Monocotylédones est dépourvue de la faculté de croître en diamètre, elle résulte plutôt de la place qu'occupent les Monocotylédones et les Gymnospermes dans le système du règne végétal.

La vie des tubes cribreux dans les Monocotylédones peut être divisée en trois époques. Pendant la première, l'*époque évolutive*, le tube se développe et forme son crible ; pendant le second, l'*époque active*, il remplit sa fonction en fermant son crible en automne et le rouvrant au printemps; pendant la troisième, l'*époque passive*, il est absolument inerte. L'état évolutif ne dure que quelques semaines, un an tout au plus (rhizome du *Phragmites*); l'état actif dure pendant toute la vie de l'organe; l'état passif n'est que momentané et devance probablement de peu la mort de l'organe lui-même.

QUATRIÈME PARTIE

DICOTYLÉDONES.

La structure des tubes cribreux a été étudiée bien plus souvent dans les plantes dicotylédones que dans les autres plantes vasculaires et par conséquent elle y est beaucoup mieux connue. Les résultats des recherches antérieures ont été résumés par M. de Bary dans son Anatomie végétale (1) et augmentés d'observations nouvelles et très importantes; M. de Bary a porté son attention non seulement sur la structure des éléments de ce tissu, et sur leur disposition dans le liber primaire

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie der Phanerogamen und Farne*, 1877, p. 179-188, 337, 536-540, 557.

et secondaire, mais aussi sur le sort du tissu dans les couches anciennes de l'écorce.

Le résumé des observations sur notre tissu, donné par M. de Bary, nous permet de passer sous silence toute la littérature de ce sujet, en exceptant toutefois le travail tout récent de M. Wilhelm (1) sur les tubes cribreux de la Vigne, de la Citrouille et de la Gourde. M. Wilhelm a étudié le développement, la structure et le contenu des éléments de ce tissu et enrichi la science par son excellent mémoire, sans être cependant parvenu à résoudre certains problèmes bien dignes d'intérêt.

Ce sont justement ces problèmes qui ont attiré notre attention et nous avons cherché à y répondre d'une manière plus positive que cela n'a été fait jusqu'à présent. Le développement des tubes cribreux, l'influence des saisons de l'année et la relation entre l'état du tube et son âge, sont autant de questions que nous avons tâché d'élucider dans le cours de nos recherches. Les faits acquis par nos observations seront ainsi disposés : nous ferons d'abord l'analyse de notre tissu dans les plantes où nous avons pu l'étudier d'une manière plus complète, ensuite nous dirons quelques mots sur les autres plantes dicotylédones.

Aristolochia Sipho.

L'écorce primaire de la tige de cette plante contient un anneau de sclérenchyme qui la divise en deux zones, extérieure et intérieure. L'écorce secondaire est, au contraire, dépourvue de ce sclérenchyme (2), qui pourrait servir à indiquer les limites des zones annuelles. Si cependant ces limites deviennent reconnaissables, c'est que chaque zone annuelle est composée de deux couches, dont l'une est très mince, l'autre assez large. La première paraît être produite au printemps et

(1) Wilhelm, *Beiträge zur Kenntniss des Siebrohrenapparates dicotyler Pflanzen*, 1880.

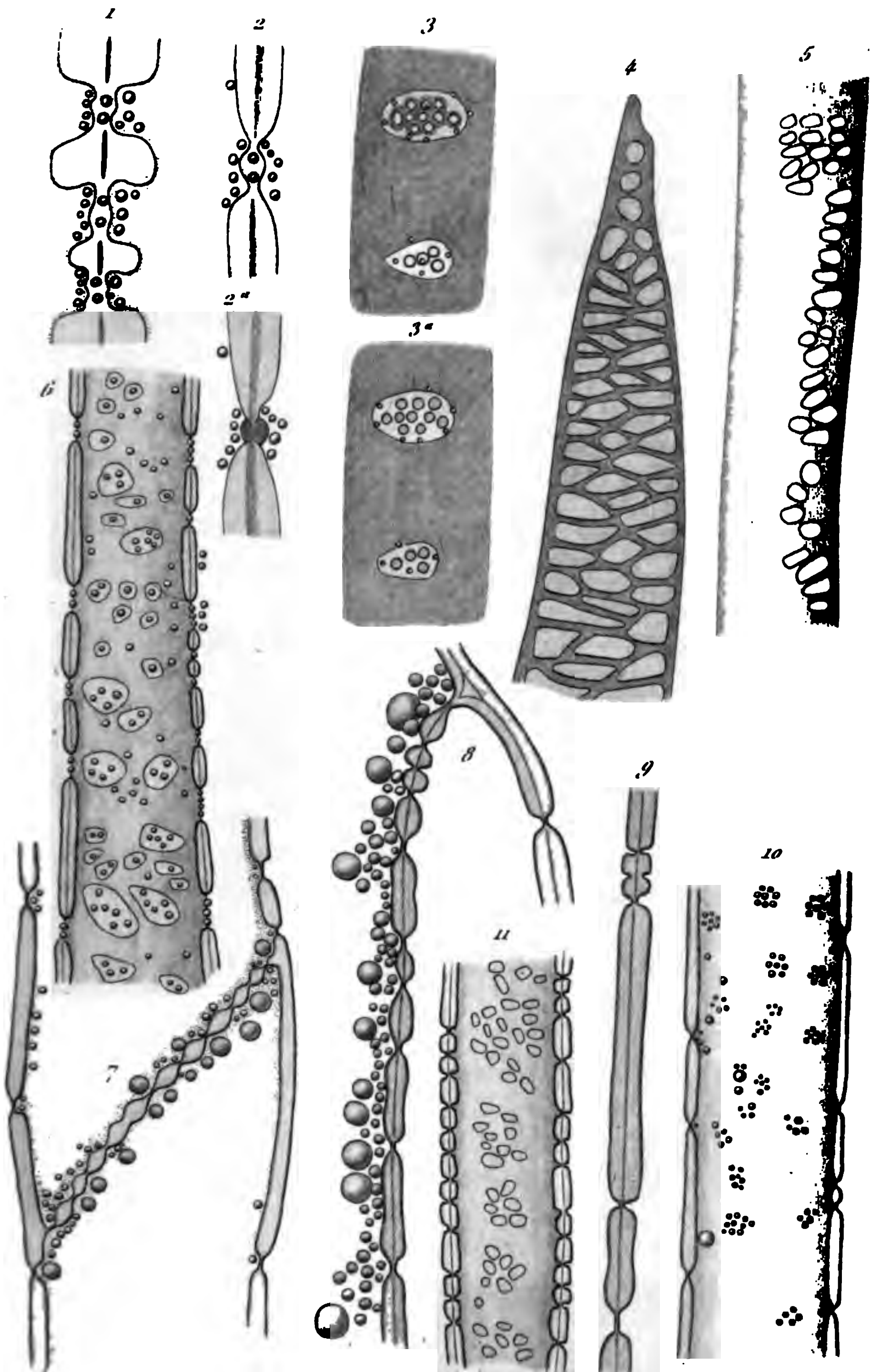
(2) De Bary, *l. c.*, p. 435, 558.

se compose de cellules parenchymatiques, disposées en une ou deux assises, qui conservent longtemps, plusieurs années au moins, leur contenu protoplasmique et se gorgent d'amidon pour l'hiver. La deuxième couche est constituée de tubes cribreux et de cellules parenchymatiques; ces dernières sont peu durables et perdent leur contenu protoplasmique quelques mois ou un an après leur naissance. Le contraste que présentent les deux couches de la zone annuelle nous donne le seul moyen de déterminer l'âge de cette zone et par conséquent l'âge des tissus dont elle est formée.

Le parenchyme de l'écorce secondaire n'est pas le seul tissu dont les cellules perdent leur protoplasma d'aussi bonne heure; le même phénomène se répète également dans les rayons médullaires (1) et dans l'écorce primaire. Dans ce dernier cas, il y a cependant une partie des cellules qui conservent plus longtemps leur protoplasma ; elles sont disposées en séries irrégulières et reliées en réseau.

Les tubes cribreux de l'*Aristolochia Sipho* ont un diamètre si considérable, qu'ils pourraient servir à résoudre certaines questions concernant leur organisation, si leurs cribles n'étaient pas inclinés et généralement courbés par la pression qu'exercent les tissus voisins sur les éléments du tissu cribreux. En tout cas, la relation entre les tubes cribreux et les cellules cambiales qui leur donnent naissance, est assez facile à déterminer, parce qu'on trouve toujours bon nombre de tubes jeunes tout près de la zone cambiale. En effet, les coupes transversales, radiales et tangentielles nous apprennent que les cellules engendrées par le cambium donnent naissance, les unes aux tubes cribreux, et les autres aux cellules du parenchyme libérien. Quand c'est le parenchyme qui va être formé, la cellule cambiale se coupe en sens transversal en deux cellules dont chacune peut se diviser à son tour; la cellule cambiale, en un mot, produit deux, trois ou quatre cellules parenchymatiques disposées en série longitudinale. Si au contraire

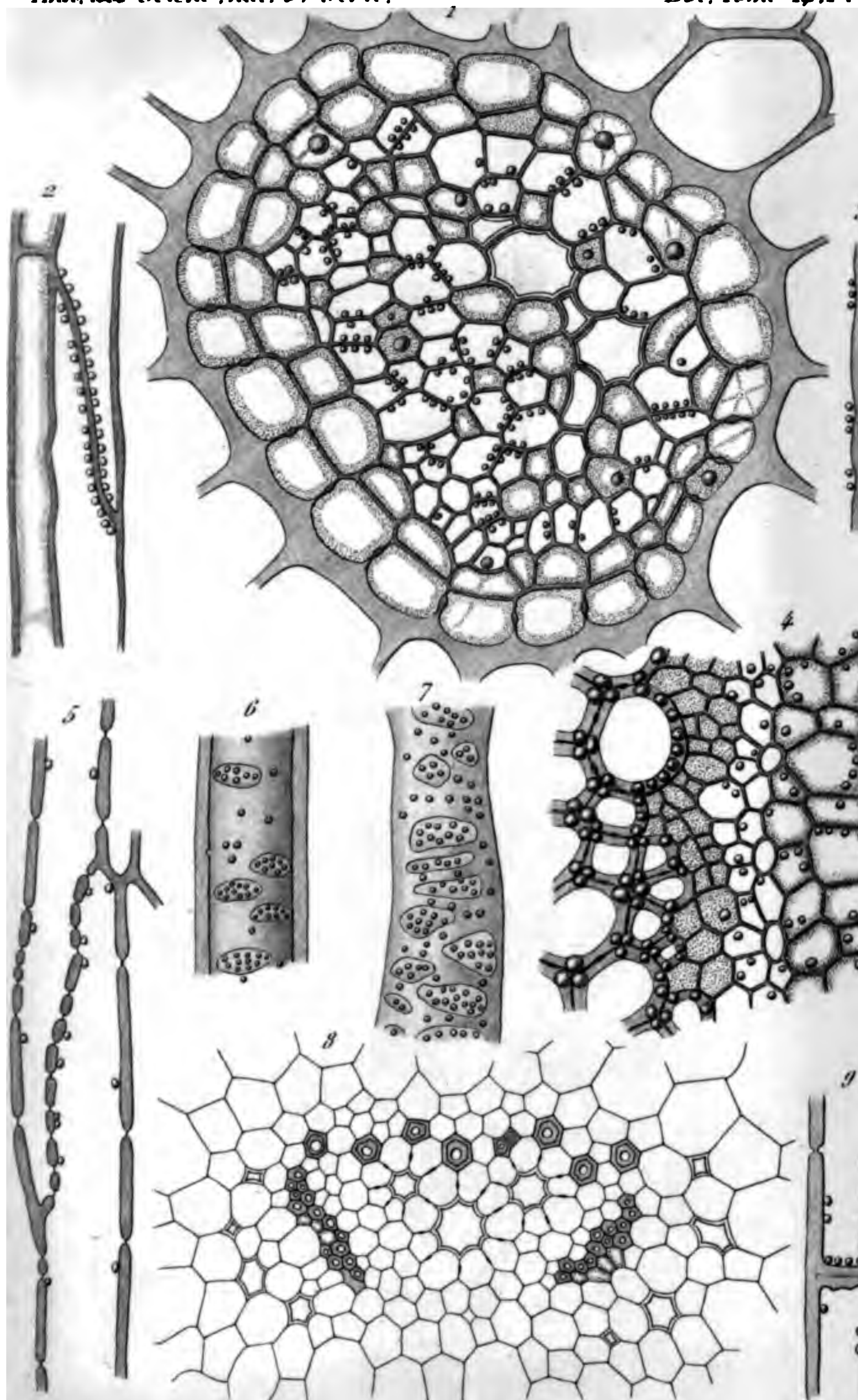
(1) De Bary, *l. c.*, p. 502.



Jonczewski del. Pierre sc.

Tubes cribreux

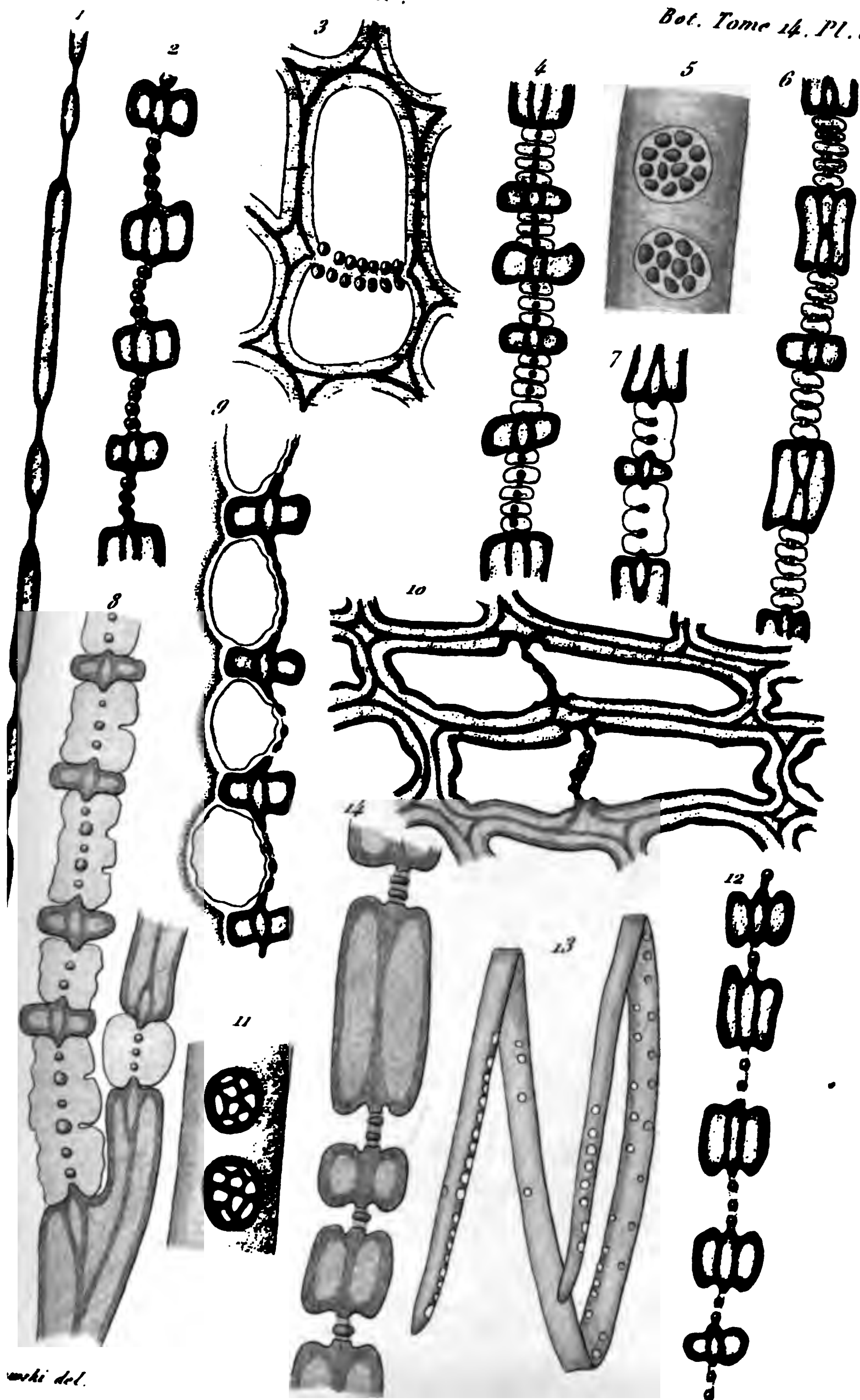
Pteris (1-5) _ Osmunda (6) _ Equisetum (7-10) _ Lycopodium (11)



Janczewski del. Pierr

Tubes cribreux

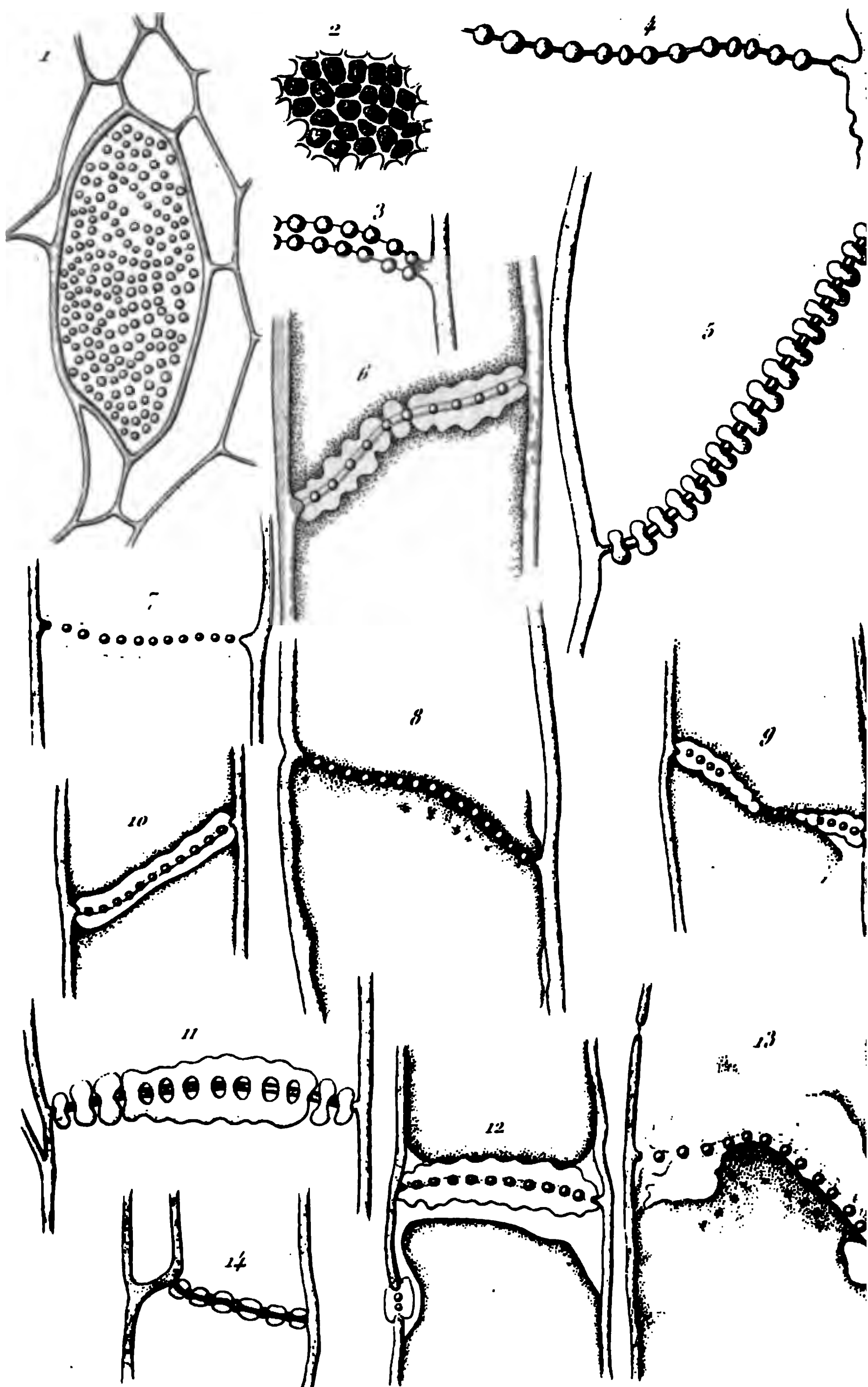
Salvinia (1-3) _ Selaginella (4-5) _ Marsilea (6-7) _ Isoetes (8-9).



...wski del.

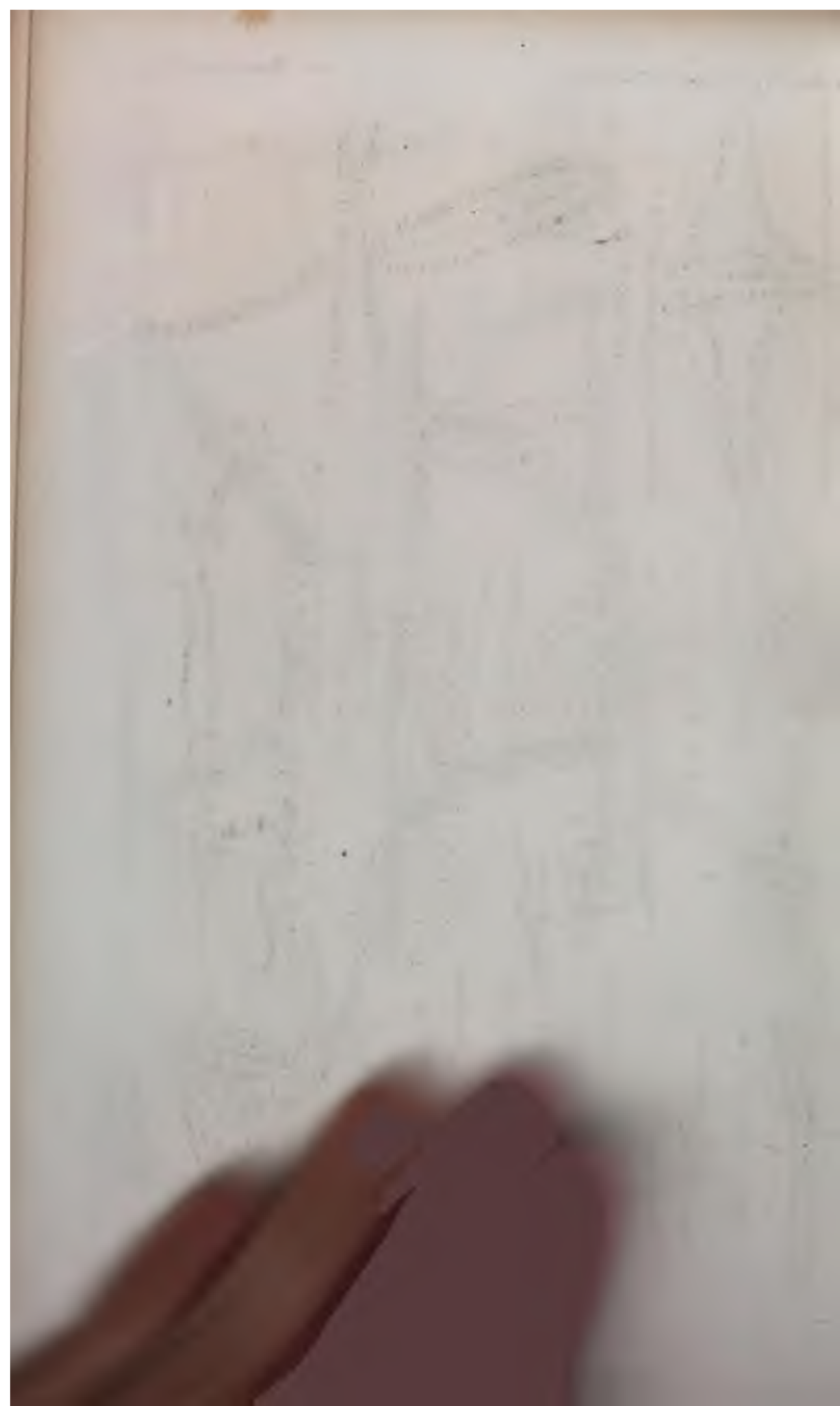
Pierre sc.

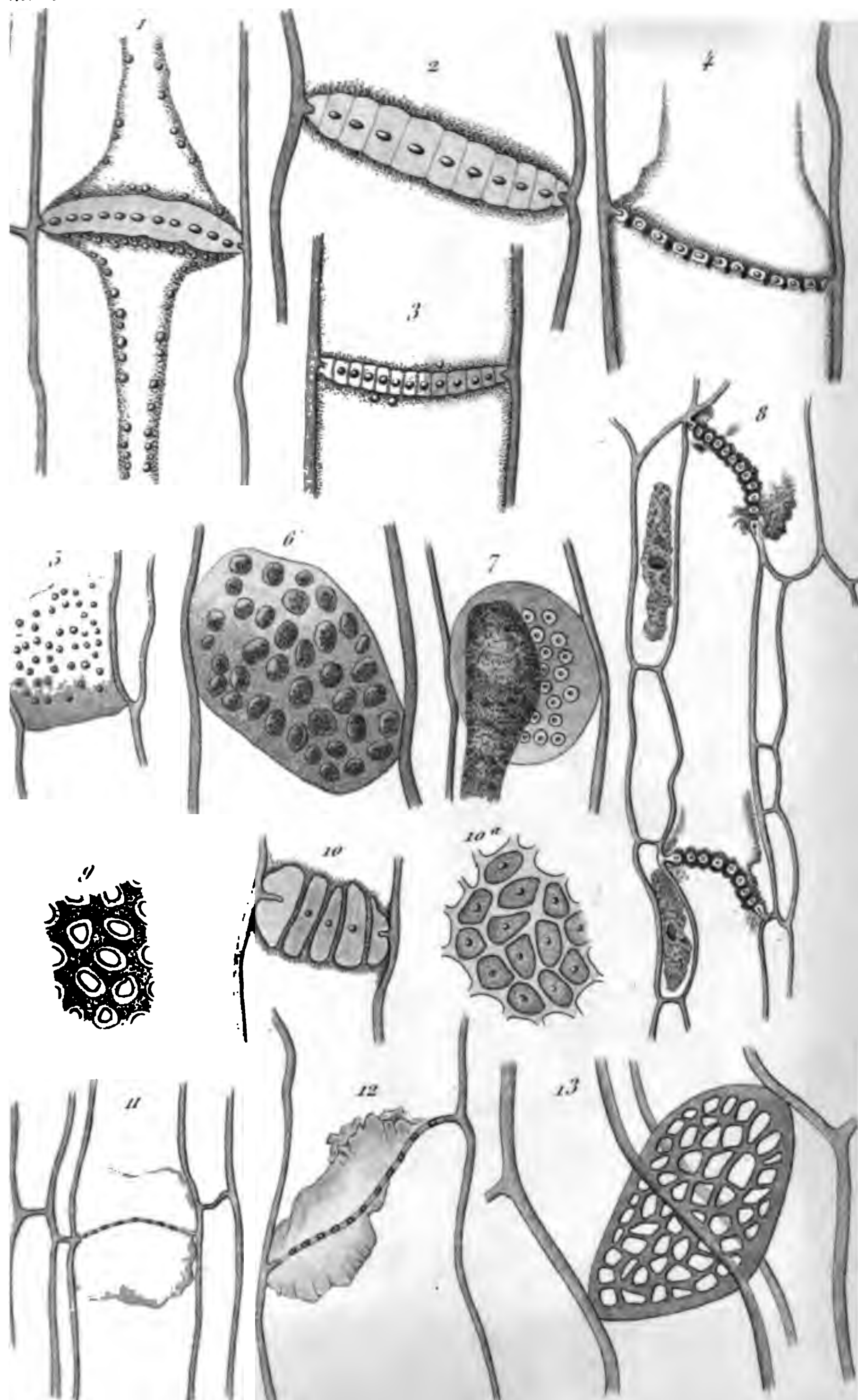
Tubes cribreux
Pinus (1-13) _ Abies (14)



Janczewski del. Pic

Tubes cribreux
Phagmites (1-14)

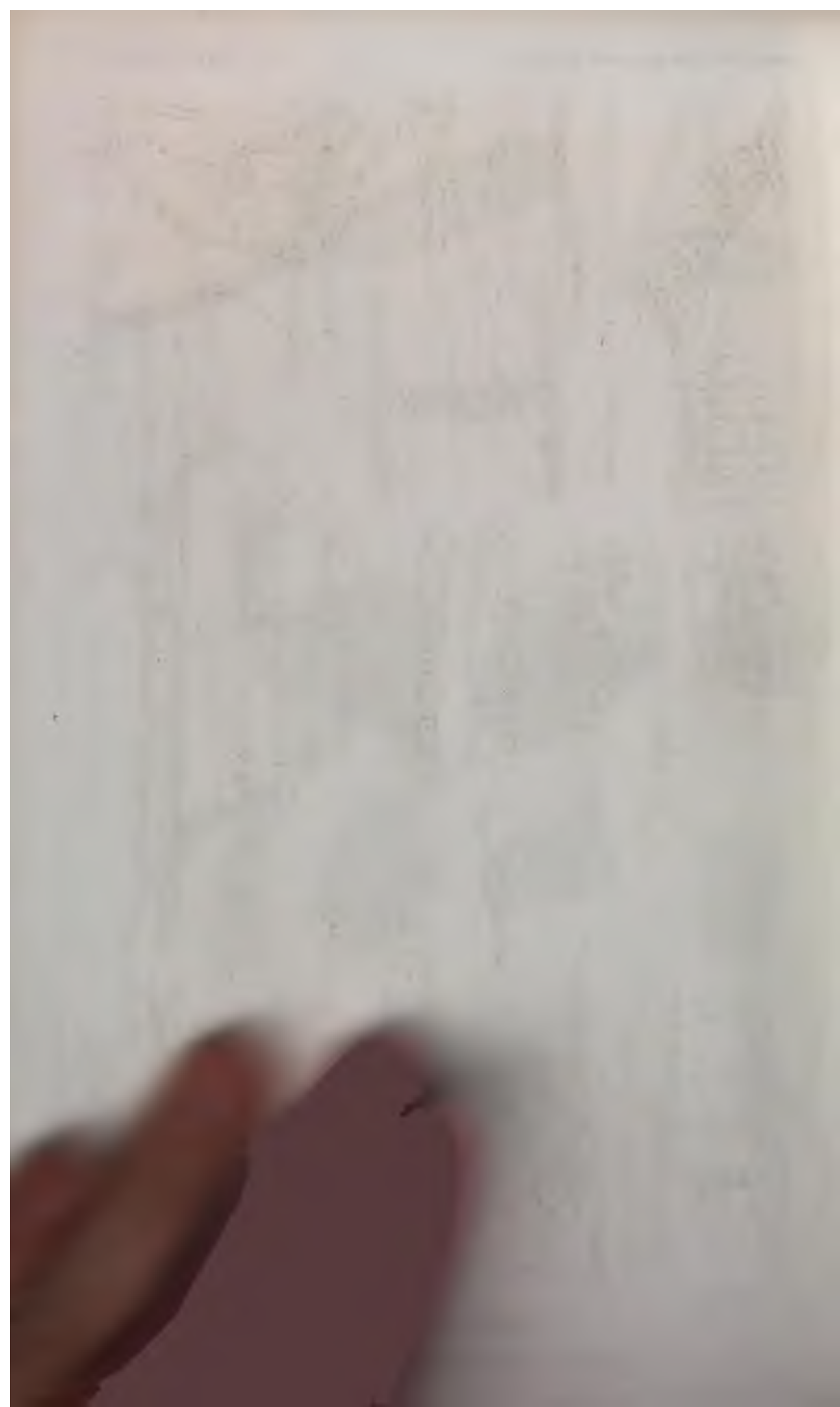


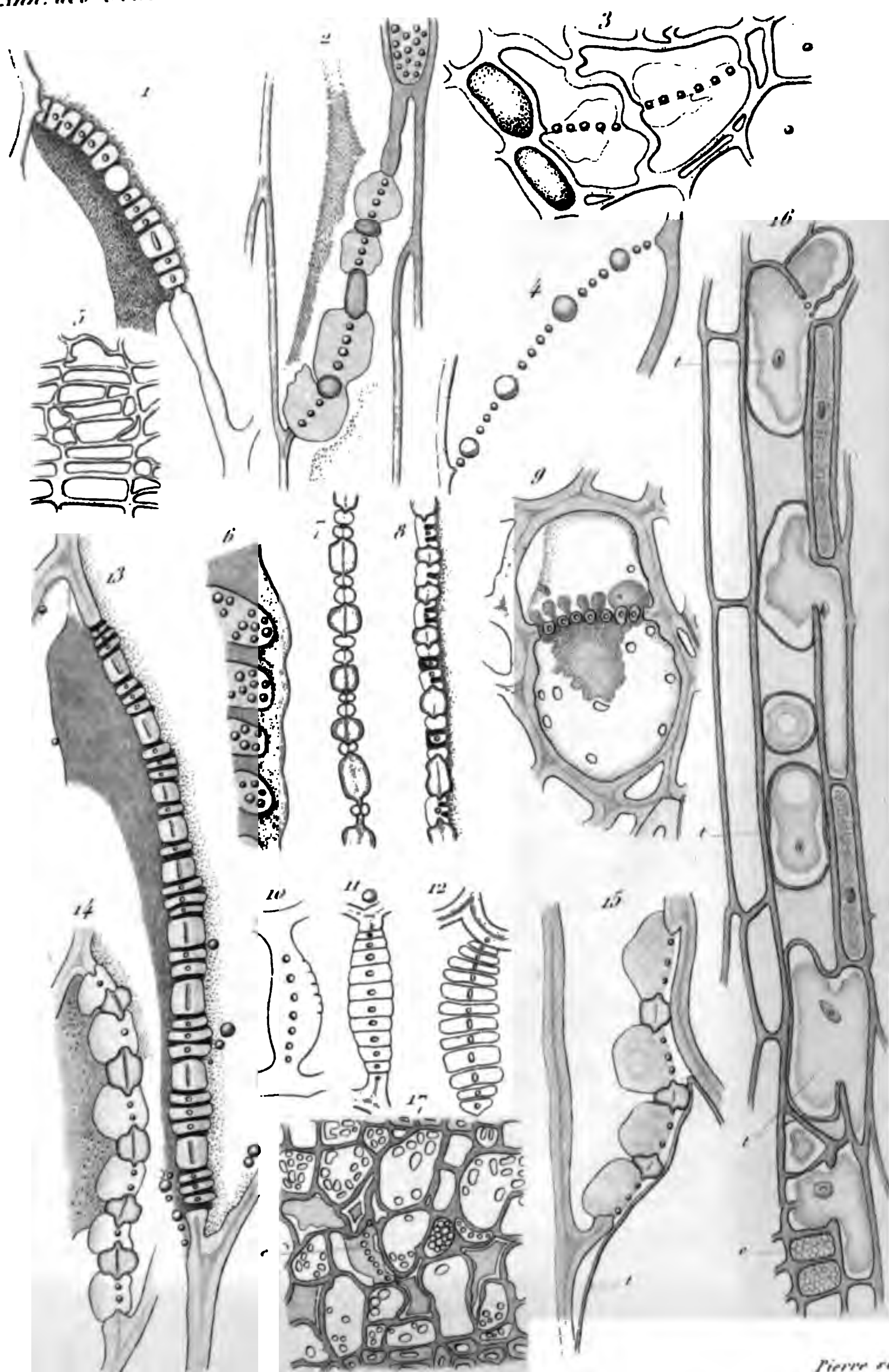


Janczewski del. Pierre sc.

Tubes cribreux

Typha (1-4) _ Aristolochia (5-13)





Janczewski del.

Pierre sc.

Tubes cribreux
Tilia (1-5)_Vitis (6-17)

un tube cribreux va prendre naissance, la cellule cambiale se divise en sens longitudinal, parallèlement à la périphérie de l'organe. Des deux cellules issues de cette division, l'extérieure, de beaucoup la plus large, se transforme immédiatement en un élément de tissu cribreux ; elle ne paraît jamais se diviser en sens transversal et engendrer plus d'un élément, comme cela arrive dans le Tilleul et dans la Vigne. La seconde cellule, plus mince et en même temps intérieure, a une destinée toute différente ; elle se coupe transversalement en deux, trois ou quatre cellules qui possèdent tous les caractères du parenchyme libérien, mais elles en diffèrent par leur origine et leurs dimensions, et rappellent plutôt les cellules compagnes (*geleitzellen*) du Tilleul, ou mieux encore le tissu cambiforme des *Phragmites*, *Typha*, etc.

Telle est l'origine des éléments qui se rangent en séries longitudinales et forment les tubes cribreux. Quelles sont leurs transformations ultérieures ? C'est encore une de ces questions que nous avons tâché de résoudre. A cette fin, nous avons étudié l'écorce de l'*Aristolochia* pendant l'été, quand la zone cambiale est le plus active et quand les états jeunes des tubes cribreux sont le plus faciles à trouver.

Par suite de la genèse que nous venons d'exposer, les tubes cribreux voisins ne peuvent se toucher que par leurs parois radiales qui sont, pour cette raison, les seules munies de petits cribles latéraux. Le développement ds ces petits cribles et leurs changements ultérieurs nous ont paru correspondre aux phénomènes de même nature quc nous avons observés pour les cribles terminaux ; c'est pourquoi nous ne voulons pas nous arrêter sur ce sujet, et nous ferons encore seulement cette remarque que les parois tangentielles des tubes sont toujours dépourvues de cribles latéraux, parce qu'elles séparent les tubes d'avec les éléments parenchymateux.

Les cribles terminaux divisant le tube en éléments superposés sont toujours dirigés en sens plus ou moins oblique ; ils proviennent de la transformation des cloisons qui terminent les cellules du cambium et qui ont la même direction. Comme il

était à prévoir, ces cloisons sont d'abord totalement lisses et composées uniquement de cellulose; elles se changent ensuite en cribles et manifestent des phénomènes semblables à ceux que nous avons trouvés dans les Gymnospermes et les Monocotylédones. Premièrement, la cloison, qui va devenir crible, se couvre de petits mamelons réfringents (pl. 7, fig. 5) qui augmentent bientôt de dimension et se rapprochent par conséquent les uns des autres (pl. 7, fig. 6). Ces mamelons se colorent en brun par le chlorure de zinc iodé, ce qui prouve qu'ils sont constitués par une substance particulière qui est la substance calleuse; la cloison elle-même se colore, au contraire, en bleu clair, et conserve la constitution chimique qu'elle possédait auparavant.

Les coupes longitudinales des tubes, dans cet état de développement, nous révèlent la structure de la cloison terminale, ou plutôt celle du jeune crible à cette époque. Elles nous apprennent que la cloison cellulosique est épaissie de manière qu'on y distingue un réseau plus épais que ses mailles; la membrane des mailles est en outre recouverte des deux côtés par des mamelons volumineux, composés de substance calleuse (pl. 6, fig. 14) et se colorant en brun par les réactifs iodés. Ces mamelons calleux ne traversent donc pas toute l'épaisseur de la cloison, ils y sont seulement accolés sur les deux faces et proviennent évidemment de ce que certaines parties de la membrane, les mailles du réseau, se sont gonflées et modifiées à leur surface.

En s'éloignant de la zone cambiale, on trouve des tubes cribreux bien plus pauvres en protoplasma et dépourvus de noyau; leurs cribles sont aussi considérablement changés. Les mailles des jeunes cribles sont maintenant très peu réfringentes par rapport au réseau (pl. 7, fig. 7); elles contiennent chacune un granule brillant, central, et se colorent facilement en jaune brunâtre par le chlorure de zinc iodé, tandis que le réseau lui-même se colore toujours en bleu. La structure du crible en cet état est assez difficile à comprendre; mais l'analogie avec les autres plantes semble indiquer que le réseau

cellulosique est recouvert, à ce moment, d'une couche de substance calleuse si mince que les réactifs ne peuvent encore révéler sa présence. Les mamelons calleux qui recouvraient autrefois les mailles du réseau, sont déjà dissous et laissent ces mailles à découvert ; les granules brillants qui occupent leurs centres ne sont sans doute pas autre chose que les derniers vestiges des mamelons calleux.

Cet état que nous venons de décrire se laisse difficilement apercevoir et ne peut être étudié d'une manière plus approfondie, parce que le crible se développe très vite et acquiert en peu de temps sa structure caractéristique. Il se perfore dans les points qui étaient recouverts au début par les mamelons calleux, et donne lieu à une communication immédiate du contenu des deux éléments qu'il séparait jusqu'à présent (pl. 7, fig. 8).

Cette communication une fois établie, le contenu des tubes se compose d'une couche très mince de protoplasma adhérente aux parois et d'une substance bien plus réfringente qui remplit les perforations du crible et recouvre ses deux faces. Cette substance paraît être analogue à la substance muqueuse qu'on voit dans les tubes de la Citrouille, de la Vigne, etc. Mais elle ne se trouve qu'en petite quantité, seulement autour du crible ; elle se confond en outre avec le protoplasma pariétal, et ne semble être que du protoplasma condensé et homogène. L'amidon fait toujours défaut dans les tubes de l'*Aristolochia*, qui par conséquent peuvent être classés parmi les tubes très pauvres en substances organisées, et contenant, en revanche, une grande quantité d'un liquide aqueux.

Le crible d'un tube développé n'est plus de la cellulose pure, car il se colore en brun par le chlorure de zinc iodé (1). En réalité, il est composé de deux parties : d'un réseau délicat constitué par de la cellulose, et d'une enveloppe calleuse qui recouvre ce réseau de toutes parts et contribue à donner au crible une épaisseur bien plus considérable que celle des

(1) Comparez : Wilhelm, *l. c.*, p. 9, 43.

dinales du tube. Cette enveloppe calleuse peut être totalement dissoute par la solution de potasse caustique et laisser ainsi à nu le réseau cellulosique (pl. 7, fig. 8, 9).

L'état que nous venons maintenant d'analyser doit être considéré comme le moment où le tube cribreux, arrivé au plus haut degré de son développement, remplit la fonction physiologique à laquelle il est destiné. A partir de ce moment, le tube commence à subir des modifications si profondes, qu'il devient incapable de toute autre chose que de servir de conduit pour les liquides aqueux.

Ces changements concernent premièrement l'enveloppe calleuse du crible qui se gonfle de plus en plus et rétrécit ses perforations (pl. 7, fig. 10, 10 *a*); le gonflement de la substance calleuse ne s'arrête que lorsque toutes les perforations ont été totalement fermées et que cette substance a formé un callus homogène enveloppant le réseau cellulosique (pl. 7, fig. 11). Ce callus est homogène, volumineux et ne passe jamais sur les parois longitudinales du tube; il interrompt toute communication entre le contenu des deux éléments superposés, qui ont perdu presque complètement leur protoplasma et ne renferment qu'un liquide aqueux.

Ce n'est pas là, cependant, que s'arrêtent les changements dans la structure des tubes cribreux; leurs éléments sont fermés à cette époque et ne pourraient même pas servir de conduit aux liquides aqueux. A cette fin, les callus qui enveloppent les cribles cellulosiques et qui en bouchent les mailles, doivent être écartés; ils se détruisent réellement par une dissolution graduelle (pl. 7, fig. 12) et finissent par ne laisser aucun vestige sur le crible cellulosique qui forme le squelette du crible ancien (pl. 7, fig. 13).

Quoiqu'il soit souvent très difficile de définir si un certain élément contient de l'air ou de l'eau, il nous a cependant paru que les tubes cribreux de l'*Aristolochia*, ouverts par la destruction des callus sur les cribles, renferment un liquide aqueux et servent encore longtemps de conduit à ce liquide. Cette fonction, si peu importante qu'elle soit, devra cependant cesser

dans quelques années, lorsque les tubes cribreux et les autres tissus de la même zone libérienne seront comprimés par la pression des zones plus récentes contre l'écorce primaire.

D'après ce qui a été dit précédemment, la vie des tubes cribreux peut être divisée en trois époques essentielles, correspondant à celles que nous avons distinguées dans les Monocotylédones, et notamment dans le *Phragmites*, savoir : les époques *évolutive*, *active* et *passive*. La première époque commence au moment où le tube cribreux vient d'être engendré par le cambium et durera jusqu'à la perforation de ses cribles (pl. 7, fig. 6,7) ; la deuxième correspond à la période dans laquelle le tube contient du protoplasma, qui communique à travers les perforations du crible (pl. 7, fig. 8, 9, 10, 10*a*) ; la troisième enfin embrasse les tubes n'ayant d'autre contenu qu'un liquide aqueux pouvant circuler à travers les cribles totalement dépourvus de leur enveloppe calleuse (pl. 7, fig. 13). On pourrait encore distinguer une *époque transitoire*, intermédiaire entre l'époque active et l'époque passive ; dans cette période intermédiaire, le tube cribreux ne renfermerait plus de quantités notables de protoplasma et posséderait des cribles totalement fermés par les callus ou plus ou moins délivrés de cette enveloppe par sa dissolution graduelle (pl. 7, fig. 11, 12).

En examinant le développement, la structure et le sort ultérieur des tubes cribreux, nous avons passé sous silence leur âge et leur rapport avec les saisons de l'année, qui influaient d'une manière si efficace sur les tubes actifs du *Phragmites*. Nous allons maintenant compléter nos connaissances sur ces points et voir si les tubes de l'*Aristolochia* rappellent à cet égard les tubes du *Phragmites* et du *Typha*.

Une tige d'un an de l'*Aristolochia* examinée en hiver, après la première période de végétation, contient, dans son écorce secondaire, les tissus libériens à tous les degrés possibles de leur développement. A côté de la couche cambiale, ces tissus sont tout jeunes, à peine ébauchés ; sur la limite de l'écorce primaire, ils sont complètement vieillis et plus ou moins comprimés. Entre ces deux extrêmes, on trouve tous les interme-

diaires. Ainsi, à côté du cambium, on verra les tubes cribreux à peine ébauchés, dans l'état évolutif; un peu plus loin, on trouvera une certaine quantité de tubes actifs, également arrêtés par la saison rigoureuse; viendront ensuite des tubes dont les cribles sont fermés par des callus, puis ceux où les callus se désorganisent, et enfin, tout auprès de l'écorce primaire, on trouvera des tubes passifs sans aucun vestige de callus sur leurs cribles.

L'analyse de l'écorce secondaire, que nous venons de faire dans une tige d'un an, nous apprend qu'il n'existe aucune relation entre l'état des tubes cribreux et la saison de l'année, que cet état résulte uniquement de leur âge. Il est vrai que les tubes actifs y sont peu nombreux par rapport aux tubes dont les callus se trouvent à l'état de décomposition, mais il faut se rappeler que le cambium devient de moins en moins actif en automne et que la plupart des tubes ont été engendrés au printemps et en été.

L'analyse de l'écorce secondaire dans une tige âgée de plusieurs années confirme pleinement les conclusions que nous venons d'exposer. Lorsqu'on l'examine en hiver, on trouve, dans la zone corticale produite l'année précédente, les tubes cribreux dans tous les états de développement. A côté du cambium, ils sont encore rudimentaires ou actifs, plus loin on voit leurs cribles fermés par des callus, et enfin, dans la partie extérieure de la zone annuelle, ils sont devenus passifs et contiennent quelquefois des débris de callus sur leurs cribles. Dans toutes les autres zones corticales qui ont été produites les années précédentes, les tubes cribreux sont tous en l'état passif; certains tubes produits l'avant-dernière année et qui ont encore conservé quelques débris de callus auprès de leurs cribles, y font quelques rares exceptions. Évidemment, la dissolution du callus n'est pas toujours aussi rapide et régulière que nous devrions le conclure de l'examen d'une tige d'un an, mais elle peut être bien plus lente et se prolonger toute une année ou même plus encore.

Il est facile de prévoir le résultat de l'analyse d'une écorce

semblable pendant l'époque de végétation intense, au mois de juin par exemple. Les zones corticales formées les années précédentes ne contiendront que des tubes cribreux totalement passifs. La zone corticale produite tout récemment servira, au contraire, à l'étude de ces phénomènes qui se passent dans les tubes avant que ceux-ci soient arrivés à l'état passif. Dans le voisinage de la couche cambiale, les tubes seront à l'état d'évolution; un peu plus loin, ils seront développés et actifs, et, enfin, sur la limite de la zone produite l'année dernière, ils auront leurs cribles fermés par des callus. Avant l'hiver, les premiers atteindront l'état actif, les seconds fermeront leurs cribles, et les troisièmes parviendront à l'état passif lorsque les callus se seront désorganisés autour de leurs cribles.

Tilia parvifolia.

Th. Hartig a fait voir, il y a déjà longtemps, que la production annuelle de l'écorce du Tilleul contient régulièrement deux zones de faisceaux fibreux, les deux premières années exceptées, où cette production est un peu plus riche (1). Cette observation, que nous pouvons pleinement confirmer, nous donne un excellent moyen pour déterminer l'âge de chaque zone corticale du Tilleul et des tissus dont elle est composée; c'est pourquoi nous avons choisi cette plante dans le but d'y chercher le rapport qui pourrait exister entre l'état des tubes cribreux et leur âge ou la saison de l'année.

Les zones concentriques qui constituent l'écorce secondaire du Tilleul se composent, comme le montre l'excellente figure donnée par M. de Bary (2), de plusieurs tissus différents.

La limite des deux zones voisines est formée par une couche de parenchyme libérien qui constitue probablement la partie la plus jeune de chaque zone, parce qu'en hiver elle sépare le cambium d'avec la zone libérienne la plus récente. Les cellules

(1) Th. Hartig, *Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen*, 1852, p. 561.

(2) *L. c.*, p. 538, fig. 212.

parenchymatiques sont disposées dans cette couche en une ou en deux, rarement en trois assises ; elles sont aplaties dans le sens radial. En coupe longitudinale, on reconnaît que ces cellules sont rangées en séries, dont chacune correspond à une cellule cambiale qui s'est divisée transversalement en plusieurs cellules assez courtes. Les éléments de ce tissu renferment du protoplasma, de l'amidon et quelquefois de grosses gouttes d'une substance muqueuse.

A l'extérieur de cette couche parenchymatique, on distingue une assise de cellules plus larges, dépourvues de protoplasma ; leur membrane est mince, mais parsemée de petits pores. Au point du contact avec les rayons médullaires, cette assise se dédouble généralement ; ses éléments ne sont plus vides ici, mais ils contiennent des cristaux que le rasoir brise ou emporte pendant la préparation.

Cette assise de cellules inertes est suivie à l'extérieur de fibres libériennes qui se disposent en une couche épaisse et plus ou moins régulière, ou bien en un fer à cheval dont les bras regardent la périphérie de l'organe et touchent à la couche parenchymatique de la zone suivante.

Les tubes cribreux et leurs cellules compagnes forment tantôt un groupe entre les deux bras du fer à cheval, tantôt une couche plus ou moins régulière, si les fibres libériennes étaient aussi groupées en couche concentrique.

D'ailleurs, la forme du groupe cribeux et du groupe fibreux et l'espace relatif qu'ils occupent dans la zone libérienne, sont bien variables et dépendent constamment de l'âge de la tige elle-même. Mais nous ne pouvons entrer ici dans ces détails pour ne pas perdre de vue notre objet spécial.

La genèse des tubes cribeux du Tilleul est assez différente de ce que nous avons vu dans l'*Aristolochia*. La cellule cambiale du Tilleul est généralement coupée, par deux cloisons dirigées en sens plus ou moins radial, en trois cellules (pl. 8, fig. 5) ; les deux latérales sont plus étroites, et la troisième, centrale, un peu plus large et en même temps un peu repoussée vers la périphérie de l'écorce. La cellule centrale sera ensuite

transformée en un élément du tube cribreux, tandis que les deux latérales deviendront ses cellules compagnes. Cette genèse des tubes cribreux ne peut être reconnue qu'au premier moment de leur formation, car ensuite les tissus se déplacent considérablement et ne permettent plus de distinguer leurs relations antérieures.

La différence entre le tube cribeux et ses cellules compagnes est peu accentuée au commencement, mais elle augmente de plus en plus avec le temps, car le tube cribeux dépasse de beaucoup les cellules compagnes par sa largeur. Ces deux espèces d'éléments ne se diviseront plus dans aucune direction et conserveront toujours la même longueur, égale à celle de de leur cellule mère qui fut une cellule cambiale.

Bien qu'ils ne dérivent pas directement des cellules cambiales, les éléments des tubes cribreux en auront cependant conservé la forme ; leurs cloisons terminales devront donc être aussi fortement inclinées dans le plan radial et seront munies de plusieurs cribles, de deux tout au moins. Cette règle n'est cependant pas absolue et souffre des exceptions, qui consistent en ce que les éléments du tube cribreux sont plus courts que les cellules cambiales et sont parfois séparés par des cloisons complètement horizontales, transformées en un crible unique. La cause de ces exceptions est facile à trouver. La cellule cambiale se divise d'abord par une closion horizontale en deux cellules, dont chacune engendre ensuite les deux cellules compagnes et l'élément du tube cribreux ; quelquefois, elle se coupe en trois ou en quatre cellules superposées, qui donnent alors naissance à autant d'éléments fraternels toujours séparés par des cribles simples et horizontaux.

Les dimensions des tubes cribreux du Tilleul sont trop petites pour qu'il soit possible d'étudier avec succès le développement de leurs cribles ; nos efforts ont donc échoué à cet égard.

Le contenu d'un tube cribreux récemment développé se compose de deux substances différentes, dont l'une est le protoplasma granuleux formant une mince couche pariétale, et

l'autre une substance muqueuse protéique, qui abonde auprès de la cloison terminale et traverse ses cribles. L'amidon y fait toujours défaut, mais on y reconnaît quelquefois des gouttes d'une substance muqueuse, semblable à celle qui se voit dans les cellules du parenchyme libérien et des rayons médullaires.

Dans les tubes récemment formés, les cribles sont sensiblement plus minces que la membrane de la cloison terminale qui les encadre ; toutefois, ils sont composés d'un réseau très délicat, formé de cellulose, et d'une enveloppe calleuse revêtant ce réseau. Les perforations du crible sont remplies de substance muqueuse protéique qui joint ainsi le contenu des éléments superposés.

A mesure que le tube cribreux devient plus âgé, l'enveloppe calleuse de ses cribles se gonfle de plus en plus et rend ces cribles plus épais que la membrane de la cloison terminale (pl. 8, fig. 1). Cependant, les cribles restent encore longtemps perforés, en été comme en hiver, et l'état actif des tubes dure quelques années de suite, comme nous allons bientôt le démontrer. Mais, après ce délai, l'enveloppe calleuse des cribles se gonfle plus encore et conflue en un callus homogène, qui ferme toutes les perforations du crible et acquiert une forme plus ou moins sphéroïdale (pl. 8, fig. 2). La substance muqueuse protéique a pendant ce temps disparu, et les tubes ne contiennent plus que du protoplasma formant une mince couche pariétale.

Ce dernier état des tubes cribreux du Tilleul est tout aussi indépendant des saisons de l'année et aussi peu durable qu'il l'était dans l'*Aristolochia*. Lorsque le protoplasma pariétal a disparu dans les tubes, les callus commencent à se désorganiser de la même façon que dans l'*Aristolochia* (pl. 8, fig. 3) et finissent par disparaître jusqu'aux derniers vestiges. Le squelette du crible primitif, c'est-à-dire le réseau cellulosique, est alors délivré de son enveloppe, et la communication entre l'intérieur des éléments voisins est rétablie (pl. 8, fig. 4). Mais la dissolution des deux moitiés du même callus n'est pas

toujours simultanée ; bien plus souvent, on voit une cloison terminale dont les cribles sont, d'un côté, tous recouverts de callus hémisphériques, et de l'autre tous déjà débarrassés de cette enveloppe. En un mot, ce phénomène nous rappelle entièrement ce que nous avons vu dans le *Pinus*, où la dissolution des deux moitiés du même callus n'était pas symétrique, et attaquait au contraire, à un moment donné, toutes les moitiés qui rentraient dans l'intérieur du même élément. L'impulsion de ce phénomène ne part donc pas du crible, mais du centre de l'élément lui-même.

Quand les callus se sont désorganisés, le tube cribreux devient passif et conserve cet état durant de longues années, parce que les fibres libériennes le protègent contre la pression exercée par les tissus plus récents. Les tubes passifs ne contiennent aucune substance organisée et sont probablement remplis d'un liquide aqueux qui peut circuler librement à travers leurs cribles délicats, dépourvus d'enveloppe calleuse (pl. 8, fig. 4). Toutefois, ce n'est qu'une supposition, car il nous a été impossible (ainsi que dans l'*Aristolochia*) de définir d'une manière positive si le contenu de ces tubes est réellement liquide ou bien gazeux.

Après avoir étudié la structure des tubes cribreux et les changements qui se manifestent pendant leur existence, il faut porter notre attention sur le rapport de l'état du tube avec son âge ou avec la saison de l'année. A cet effet, les coupes transversales de l'écorce, faites à diverses époques de l'année, nous rendront toujours les meilleurs services ; elles doivent passer juste à travers les cribles pour en révéler l'état et la structure.

Un petit nombre d'exemples, que nous allons examiner, suffiront pour trancher la question.

Dans une branche de Tilleul, coupée au mois de juin, pendant sa sixième année, l'écorce secondaire était composée de treize zones libériennes, sans compter la quatorzième qui venait de se former auprès du cambium. De ces treize zones, les deux intérieures contenaient des tubes cribreux actifs ; dans

les deux zones suivantes, les tubes étaient à l'état transitoire, c'est-à-dire que les uns avaient des cribles fermés par les callus, tandis que dans les autres les callus étaient plus ou moins désorganisés. Dans les neuf zones extérieures, tous les tubes étaient à l'état passif. Si l'on admet que des deux zones contenant des tubes actifs, l'intérieure fût produite cette année, la seconde doit provenir de l'année passée; par conséquent, les tubes cribreux conservent leur état actif une année tout entière.

Dans une branche coupée au mois d'août, pendant sa neuvième année, nous avons trouvé vingt et une zones libériennes dans l'écorce secondaire. Les tubes actifs siégeaient dans les cinq zones intérieures, les tubes à l'état transitoire occupaient une ou deux zones suivantes, les tubes passifs se trouvaient dans toutes les autres zones.

Une branche de dix ans, coupée en hiver, contenait dans son écorce vingt-cinq zones libériennes. Les tubes actifs étaient renfermés dans les six zones intérieures, les tubes transitoires dans une ou deux zones suivantes, et les tubes passifs dans toutes les zones extérieures.

Une branche de vingt ans environ, coupée en hiver, contenait des tubes actifs dans les huit zones libériennes intérieures; les deux zones suivantes avaient des tubes à l'état transitoire, et les trente-deux zones extérieures étaient munies de tubes passifs.

Pour tous ces exemples, il n'y a qu'à diviser le nombre des zones qui contiennent des tubes actifs par deux (nombre des zones libériennes produites dans un an), pour obtenir le nombre des années pendant lesquelles les tubes du Tilleul conservent leur état actif. Il en résultera que cet état dure plus longtemps pour le Tilleul que pour l'Aristoloche, que sa durée peut s'élever jusqu'à quatre ans et probablement plus encore, et que cette durée est en relation constante avec l'âge de la tige. En effet, les tubes formés dans une branche jeune conservent l'état actif pendant une année seulement; à mesure que la branche devient plus âgée, elle produit

des tubes cribreux qui conservent cet état pendant des années de plus en plus nombreuses.

Les exemples que nous venons de citer nous apprennent encore une chose : c'est que les saisons de l'année n'ont aucune influence sur les tubes cribreux. L'état actif dure quelques années de suite sans éprouver la plus légère modification à la suite des changements de saison. L'état transitoire se laisse voir aussi bien au mois de juin qu'au mois de janvier (pl. 8, fig. 3), et dépend uniquement de l'âge de la zone libérienne ; il dure beaucoup moins longtemps que l'état actif, quoique, dans des cas exceptionnels, on trouve çà et là, dans les zones bien plus agées, un tube dont les cribles ont encore conservé quelques débris de callus. Il paraît donc que la dissolution du callus peut être quelquefois bien plus lente que ne l'exigerait la règle générale ; à cet égard, le Tilleul ne fait que suivre l'exemple donné par l'*Aristolochia Sipho*.

Vitis vinifera.

Les tubes cribreux de la Vigne ont été étudiés par beaucoup d'observateurs éminents, qui ont fait connaître leur structure et leur développement. Cette circonstance nous aurait dispensé de reprendre le même sujet, si le dernier travail de M. Wilhelm n'avait laissé sans réponse certaines questions qui nous ont paru dignes d'intérêt.

La structure de l'écorce secondaire et des tubes cribreux de la Vigne étant bien connue, nous pouvons nous dispenser d'en faire une nouvelle description ; nous nous bornerons simplement à la revue de ces détails, qui serviront à compléter nos connaissances sur les tubes cribreux de cette plante.

En ce qui concerne la forme générale des tubes de la Vigne, nous devons rappeler que M. de Bary (1) et M. Wilhelm (2) avaient déjà observé parfois des éléments terminés par des

(1) *L. c.*, p. 184.
(2) *L. c.*, p. 7, 8, fig. 17, 54.

cloisons presque horizontales au lieu d'être fortement inclinées. Le nombre des cribles contenus dans ces cloisons était beaucoup plus restreint que dans les cloisons terminales obliques et diminuait même quelquefois jusqu'à se réduire à deux. M. Wilhelm (1) a noté en outre plusieurs cas, qu'il considère comme très rares, où les éléments des tubes cribreux étaient séparés par des cloisons horizontales transformées en un crible unique. Pour nous, au contraire, nous trouvons ce dernier cas assez fréquent; nous l'avons constaté bien des fois, à l'aide des coupes longitudinales et surtout à l'aide des coupes transversales, décisives à cet égard.

Cette disposition et cette structure exceptionnelles des cloisons terminales ont pourtant une raison bien simple, c'est qu'ici la cellule cambiale ne donne pas, comme à l'ordinaire, naissance à un seul élément du tube cribreux, mais elle se coupe en deux, trois ou quatre cellules plus courtes qui engendrent autant d'éléments de ce tissu. Les cloisons horizontales qui ont opéré cette division se transforment elles-mêmes en cribles simples qui ressemblent à ceux des tubes des *Cucurbita*, *Phragmites* ou *Aristolochia*. Nous venons de voir dans le Tilleul des cas entièrement analogues.

La deuxième observation que nous avons pu faire dans les tubes de la Vigne concerne le développement de leurs cribles.

La membrane du crible futur est, au commencement, homogène et unie, mais sans beaucoup tarder elle se recouvre de mamelons calleux qui indiquent les points où le crible sera perforé plus tard (pl. 8, fig. 6). M. Wilhelm a été le premier à faire cette observation, mais il a échoué dans la recherche des intermédiaires entre cet état primitif du crible et un crible totalement développé (2), et n'a pu reconnaître la structure intime de ce crible futur. Cette structure n'est point aussi simple qu'on pourrait le supposer en examinant superficiellement le jeune crible; les coupes bien dirigées offrent le seul moyen de l'étudier; elles nous apprennent que les mamelons

(1) *L. c.*, p. 8, fig. 81.
(2) *L. c.*, p. 16.

calleux ne sont que des excroissances superficielles, symétriques sur les deux faces du jeune crible (pl. 8, fig. 17). Lorsque ces mamelons se sont développés jusqu'à un certain point, on voit que la membrane cellulosique qui les a produits n'est plus unie comme auparavant; elle se compose maintenant d'un réseau plus épais et de mailles plus minces. Dans les mailles, la membrane cellulosique sépare les mamelons calleux qui se correspondent et qui la recouvrent des deux côtés; le réseau remplit, au contraire, les interstices qui restent entre les mamelons calleux (pl. 8, fig. 7). La structure de ce jeune crible rappelle exactement ce que nous avons observé dans d'autres Phanérogames.

Bientôt après, les mamelons calleux se gonflent et se soudent en un callus commun, qui enveloppe le jeune crible de toutes parts et remplit ses mailles. Dans celles-ci, les lamelles cellulosiques ont totalement disparu; qu'elles se soient transformées en substance calleuse de manière à souder les deux moitiés du callus, il n'y a pas à en douter. Le jeune crible est maintenant prêt à être perforé et ce moment arrive promptement. La substance muqueuse qui est amassée près de la cloison terminale, émet de petites prolifications qui s'enfoncent dans la substance calleuse du crible, la percent dans toute son épaisseur et viennent toucher le contenu de l'élément voisin (pl. 8, fig. 8 et 9). C'est ainsi que le tube cribreux passe de l'état évolutif à l'état actif qui, lui, ne se modifie plus jusqu'à l'automne suivant. Les cribles tout récemment perforés se composent donc d'un réseau cellulosique très délicat et d'une enveloppe calleuse qui revêt ce réseau de toutes parts.

La troisième question qui nous intéressait, c'était l'influence des saisons de l'année sur les tubes de la Vigne.

Il est bien connu que l'écorce secondaire de la Vigne est toujours mince, parce que ses parties les plus anciennes se détachent chaque automne sous forme de rhytidome (1). La production annuelle de l'écorce contient de deux à cinq zones

(1) Hanstein, *Baumrinde*, p. 70.

libériennes ayant une existence bisannuelle, car le périderme formé en automne sépare les zones produites l'année passée d'avec les zones de l'année récente (1). Ainsi l'écorce de la Vigne contient en été la production des deux années consécutives; en hiver, elle est au contraire réduite à la production de l'année précédente.

Cette règle n'est pas aussi absolue qu'on le pense généralement. Le périderme se formant en automne épargne le plus souvent une partie de la production de l'année passée et conserve une, deux ou trois zones libériennes pour la troisième année. Que ces zones appartiennent réellement à la production de l'année précédente, cela est prouvé par l'état passif de leurs tubes et plus positivement par les rayons médullaires voisins. En effet, les limites des productions annuelles de l'écorce se reconnaissent aisément dans les rayons, parce qu'elles y sont signalées par des cellules plus courtes et un peu plus faibles que les autres.

Avant de revenir à l'examen des tubes cribreux actifs de la Vigne, nous nous croyons obligé de rappeler que M. de Bary fut le premier à observer que les tubes de la Vigne ont des cribles ouverts en été et fermés en hiver (2). Bientôt après, nous avons reconnu que la communication du contenu des tubes voisins, interrompue durant l'hiver, peut être rétablie au printemps, et que les tubes de la Vigne qui ont adopté la structure hivernale peuvent reprendre l'état estival (3). Ces observations, celle de M. de Bary et la nôtre, ont été confirmées par les belles recherches de M. Wilhelm (4).

En voyant tous les tubes de la Vigne fermés en hiver et ouverts en été, il faut en déduire nécessairement que les tubes produits l'année précédente ont repris au printemps leur état estival. Cette déduction trouve son appui dans les faits observés à cette époque de l'année.

(1) De Bary, *l. c.*, p. 547, 548.
(2) De Bary, *l. c.*, p. 184.
(3) *Comptes rendus*, 22 juillet 1878.
(4) *L. c.*, p. 37.

En hiver, les cribles des tubes actifs sont fermés et se composent d'un callus homogène assez volumineux et d'un réseau cellulosique très délicat occupant le plan médian du callus. Cette structure hivernale du crible se conserve jusqu'à la mi-avril sans éprouver aucun changement sensible. A ce moment, on voit apparaître dans le callus des stries verticales, qui traversent toute son épaisseur et correspondent au centre des mailles du réseau cellulosique intérieur (pl. 8, fig. 11). Ces stries sont moins réfringentes que la masse totale du callus et commencent à se former avant la date indiquée. Ainsi, le 9 avril, parmi les callus encore homogènes, nous en avons observé un petit nombre où les stries commençaient déjà à être reconnaissables et se dirigeaient de la périphérie du callus vers son plan médian (pl. 8, fig. 10).

Le 20 avril, la structure des callus a changé davantage. Les stries sont maintenant remplacées par des canaux qui percent le callus en travers et ne renferment aucune substance organisée (pl. 8, fig. 12). Les contours extérieurs du callus ainsi perforé sont assez irréguliers, comme s'ils étaient rongés ; il paraît donc que la substance du callus a non seulement été dissoute dans les canaux, mais aussi un peu désorganisée sur toute la surface extérieure.

Le 26 avril, la plupart des tubes possédaient des cribles dont les canaux étaient encore vides ; mais, à côté de ceux-ci, il y en avait d'autres dont les cribles avaient déjà été injectés par la substance muqueuse protéique, rétablissant la communication entre les contenus des éléments voisins (pl. 8, fig. 13). C'est donc à cette date que les tubes de la Vigne commencent à échanger définitivement leur état hivernal contre un état qui ne diffère pas essentiellement de l'état estival.

En comparant, le 26 avril, deux cribles perforés, dont l'un aurait des canaux vides encore, et l'autre des canaux injectés de substance muqueuse protéique (pl. 8, fig. 12, 13), on reconnaîtra aisément que l'épaisseur du premier dépasse de beaucoup l'épaisseur du second. Cette différence résulte évidemment de ce que la substance calleuse a diminué, ou plu-

tôt qu'elle s'est solidifiée en perdant une certaine quantité de l'eau dont elle était imbibée en hiver. Mais le crible est encore à ce moment beaucoup plus épais qu'en été; il faut donc que la substance calleuse se condense et se contracte encore, pour rendre au crible son aspect estival. Cela ne tarde pas à arriver; au mois de juin, le crible d'un tube de deux ans (pl. 8, fig. 9) ne diffère plus en rien du crible d'un tube tout récemment formé.

D'après ce que nous venons d'exposer, l'influence des saisons de l'année sur les cribles des tubes actifs est très manifeste. Il en est tout autrement du contenu de ces tubes, qui ne souffre aucun changement sensible, quantitatif ou qualitatif, depuis l'évolution du tube jusqu'à l'automne de l'année suivante.

Abordons enfin la dernière question qui nous occupait dans les tubes de la Vigne, la question de leur état passif et de leur sort ultérieur.

Nous avons déjà dit que la Vigne rejette chaque automne une partie de son écorce sous forme de rhytidome circulaire. Dans ce rhytidome, composé de zones libériennes bisannuelles, les tubes cribreux ont été atrophiés après avoir adopté l'état passif; leurs cribles sont totalement dépourvus d'enveloppe calleuse, et le contenu desséché ne renferme plus d'amidon. Évidemment, ces tubes ont dû passer par toute une série de transformations, lorsqu'ils ont changé leur état actif en état passif, avant d'être incorporés au rhytidome. Il en est de même dans les zones libériennes qui sont conservées vivantes pour la troisième année; leurs tubes se trouvent être passifs lorsqu'on les examine pendant l'hiver qui est le deuxième depuis leur naissance, ou plus tard encore, au printemps et pendant l'été de l'année suivante. Tout cela nous prouve que pendant l'automne de la deuxième année, les tubes de la Vigne cessent d'être actifs et passent par l'état transitoire pour devenir bientôt totalement passifs.

Cette déduction n'a pu être confirmée avec la précision nécessaire, car nous avons négligé de récolter les tiges de la

Vigne pendant les mois de septembre et d'octobre. Cependant un examen des branches provenant du mois d'août nous apporte déjà des preuves suffisantes pour notre déduction.

A cette époque, la plupart des zones libériennes bisannuelles ne contiennent, il est vrai, que des tubes qui ont très peu changé; mais, dans la plus ancienne des zones bisannuelles, qui touche par conséquent à une zone de l'avant-dernière année, les tubes cribreux ont déjà subi des modifications très essentielles. Les uns ont perdu le protoplasma et l'amidon et ne contiennent plus qu'une certaine quantité de substance muqueuse; leurs cribles se sont fermés, en attendant, par des callus massifs (pl. 8, fig. 14). Les autres sont encore plus avancés et plus rapprochés de l'état passif, car les callus ont commencé à se dissoudre; comme dans le Pin et le Tilleul, les callus se dissolvent d'un côté de la cloison terminale bien plus tôt que de l'autre, car l'impulsion de ce phénomène part du centre des éléments et non des cribles eux-mêmes (pl. 8, fig. 15). Tout cela semble suffisamment prouver qu'en automne, à la fin de la deuxième année de leur existence, les tubes cribreux perdent la plupart de leur contenu, ferment leurs cribles pour peu de temps et les ouvrent ensuite pour toujours, par la dissolution totale de la substance calleuse. Quelques-uns de ces tubes, devenus passifs avant l'hiver, se retrouveront dans le rhytidome; les autres, au contraire, seront conservés auprès de l'écorce vivante pendant toute une année encore.

Les tubes passifs de la Vigne présentent quelques anomalies que nous n'avons vues dans aucune autre plante phanérogame. Ils ne contiennent plus ni le protoplasma, ni l'amidon qu'on y trouvait à l'époque active; mais la substance muqueuse y est encore conservée (pl. 8, fig. 14), ce qui n'a jamais lieu dans les tubes passifs du Tilleul ou de l'Aristoloche. Les coupes transversales des zones libériennes bisannuelles (pl. 8, fig. 17) permettent de reconnaître ce contenu des tubes passifs et nous apprennent, en outre, que ces tubes tan-

tôt sont presque totalement comprimés par les cellules parenchymatiques voisines, tantôt souffrent bien peu de leur pression. Cette différence apparente ne peut être expliquée que par l'analyse des coupes longitudinales, qui nous révèle une chose très anormale, c'est-à-dire la présence des *thylles* dans les tubes passifs (pl. 8, fig. 16).

Ces thylles sont produits par les cellules parenchymatiques voisines, comme cela a lieu pour les thylles vasculaires qui sont les seuls connus jusqu'à présent. Leur membrane est la continuation immédiate de la membrane des cellules mères, mais elle est beaucoup plus mince et indique que les thylles ne sont autre chose que des excroissances latérales des cellules parenchymatiques. En effet, aucune cloison n'apparaît dans l'étranglement qui réunit le thylle à la cellule mère et ne vient séparer leur contenu, où le noyau commun est ordinairement facile à apercevoir. Le développement de ces thylles commence d'assez bonne heure; on les voit se former dans les tubes pendant l'époque transitoire, lorsque les callus sont prêts à se dissoudre ou lorsqu'ils sont déjà plus ou moins désorganisés (pl. 8, fig. 14, 15).

Dans les tubes passifs, les thylles sont déjà formés, et tantôt si nombreux qu'ils se touchent l'un l'autre pour former toute une série de cellules cylindroïdes dans l'intérieur de l'élément, tantôt moins abondants et séparés par des espaces plus ou moins considérables, remplis de substance muqueuse (pl. 8, fig. 16). Si la coupe transversale passe par un thylle, le tube semblera totalement comprimé; si, au contraire, elle passe par l'interstice de deux thylles, le tube paraîtra rempli de mucus et sa forme ne sera que peu changée par la pression des cellules voisines (pl. 8, fig. 17).

La formation des thylles dans les tubes passifs de la Vigne fournit une nouvelle preuve de l'homologie morphologique des ubes cribreux avec les vaisseaux. La Vigne nous en a donné encore une deuxième, c'est la présence des vaisseaux et des tubes cribreux dans les rayons médullaires du bois et de l'écorce. Les tubes cribreux des rayons de l'écorce ont été

découverts et décrits par M. Wilhelm (1); quant aux vaisseaux des rayons du bois, il paraît qu'ils n'ont pas été reconnus jusqu'à présent. Nous ne pouvons cependant entrer dans les détails de leur structure et de leur trajet; nous dirons seulement qu'ils sont solitaires, se composent d'éléments très courts, traversent les rayons médullaires en sens plus ou moins horizontal et, en tous ces points, ressemblent aux tubes cribreux.

Autres Dicotylédones.

En étudiant les tubes cribreux des plantes qui n'étaient pas l'objet spécial de nos recherches, nous avons porté notre attention sur le développement et la forme des éléments de ce tissu, et tâché de reconnaître l'influence que pourraient exercer sur eux les saisons de l'année. Il nous faut comparer maintenant toutes ces observations aux faits démontrés par l'étude des tubes de l'Aristoloche, du Tilleul et de la Vigne, et grouper ainsi les connaissances disparates autour des points les plus lucides.

A l'exemple de ses prédécesseurs, M. de Bary (2) distingue deux formes essentielles de tubes cribreux, dont l'une est représentée par les tubes de la Courge, et l'autre par ceux de la Vigne. Entre ces deux formes, nous avons reconnu des transitions notables. Ainsi, les tubes du Hêtre (*Fagus sylvatica*) et du Rosier (*Rosa canina*) s'écartent du type représenté par la Courge, en ce que les cloisons terminales des tubes y sont inclinées, allongées et encadrent un crible central, quelquefois même deux cribles situés l'un au-dessus de l'autre.

Les tubes du *Tecoma radicans* et du *T. jasminoides*, appartenant au type de la Vigne et du Tilleul, contiennent quelquefois un seul crible dans leurs cloisons terminales, tandis que le nombre normal y est de deux à quatre. Toutefois il ne faut pas confondre les cloisons terminales encadrant un crible

(1) *L. c.*, p. 5, 30.
(2) De Bary, *l. c.*, p. 1[illegible].

unique avec les cloisons totalement transformées en un crible horizontal ou un peu oblique; ce dernier cas se rencontre dans le *T. jasminoides* et provient de ce que, comme dans la Vigne et le Tilleul, la cellule cambiale se coupe en deux ou quatre cellules superposées, et engendre ainsi tout autant d'éléments du tube cribreux.

En ce qui concerne la forme générale des tubes cribreux, nous pouvons encore citer les tubes du *Nuphar luteum* qui appartiennent au type de la Courge. Nous n'avons vu nulle part de perforations aussi minimes et en même temps aussi nombreuses que dans les cribles de cette plante.

Dans les Dicotylédones, les tubes cribreux sont engendrés par les cellules cambiales de deux manières différentes qui influent sur la disposition des tissus dans l'écorce secondaire.

Le premier type consiste en ce que la cellule cambiale procède immédiatement à la formation d'un élément du tube et de ses cellules compagnes, et se coupe à cette fin en sens plus ou moins radial (pl. 8, fig. 5). Il en résulte que les cellules compagnes sont latérales par rapport aux tubes cribreux et ne les empêchent pas de se toucher pas les cloisons tangentielles et de se réunir en séries radiales; elles mettent, au contraire, obstacle à la disposition des tubes en assises concentriques, et à leur contact par l'intermédiaire des cloisons radiales. C'est d'après ce type que se développent les tubes des plantes suivantes : *Tilia parvifolia*, *Vitis vinifera* (1), *Tecoma radicans*, *T. jasminoides*, *Bignonia echinata*, *Carica Papaya*, *Vasconcella hastæfolia*, *Ricinus communis*, *Fagus sylvatica*, etc.

Le deuxième type consiste en ce que la cellule cambiale se divise d'abord en sens tangentiel et engendre deux cellules inégales : l'une, intérieure par rapport au plan radial de la tige, plus mince, et l'autre, extérieure, plus volumineuse. La cellule intérieure se coupe ensuite en sens transversal et produit toute une série de cellules parenchymatiques, tandis que la cellule extérieure a une destination toute différente; tantôt

(1) Comparez : Wilhelm, *l. c.*, p. 3, 15.

elle se transforme immédiatement en un élément de tube cribreux, comme cela a lieu dans l'*Aristolochia Sipho*, tantôt elle forme, à côté de lui, encore une ou deux cellules compagnes, assez petites généralement et, par conséquent, n'ayant pas d'influence sur la disposition des tubes dans l'écorce. Il résulte de ce mode d'évolution que les tubes cribreux ne peuvent se toucher par leurs parois tangentielles et former des séries radiales ininterrompues; mais en revanche ils peuvent se réunir en assises concentriques, plus ou moins régulières, comme cela se voit dans le *Pyrus communis*, par exemple. Cependant, il faut avouer que la division tangentielle peut manquer dans les cellules cambiales, ce qui fait que deux ou trois tubes se suivront en sens radial, comme cela arrive souvent dans le *Pyrus communis*. Ce type a été reconnu dans les tubes des espèces suivantes : *Aristolochia Sipho*, *A. Clematitis*, *Pyrus communis*, *Populus macrophylla*, *Clematis Viticella*, etc.

Les cellules compagnes se développent, ainsi que les éléments des tubes cribreux, aux dépens des cellules cambiales (1) et peuvent faire défaut dans certaines plantes (*Aristolochia*). Elles se laissent aisément reconnaître dans les coupes transversales de l'écorce, lorsque leur longueur égale la longueur des éléments du tube (*Tilia parvifolia*, *Tecoma jasminoides*), et bien plus difficilement si elles sont plus courtes (*Vitis vinifera*, *Cucurbita Pepo*). Une fois ébauchées, les cellules compagnes ne se divisent plus ordinairement dans aucune direction (*Tilia parvifolia*, *Tecoma jasminoides*, *Vitis vinifera*); quelquefois cependant elles se coupent une ou plusieurs fois en sens transversal (*Cucurbita Pepo*, *Lagenaria vulgaris*) (2).

La vie des tubes cribreux peut être divisée, comme dans les Monocotylédones, en trois époques essentielles, savoir, les époques *évolutive*, *active* et *passive*, que nous n'avons plus besoin de caractériser. A ces trois époques, il faudrait encore

(1) C. Nägeli, *Siebröhren von Cucurbita* (*Sitzungsberichte d. Münchener Akad.*, 1861, p. 214) et Wilhelm, *l. c.*, p. 15.

(2) Wilhelm, *l. c.*, p. 93, 101.

ajouter une période *transitoire*, pendant laquelle les tubes cribreux perdent leur contenu, leurs cribles se fermant par des callus qui se détruisent peu à peu; cette période sert d'introduction à l'époque passive, comme l'époque évolutive à l'époque active.

Ces époques de la vie des tubes cribreux sont, dans l'*Aristolochia Sipho* et le *Tilia parvifolia*, absolument indépendantes des saisons de l'année; la saison n'y exerce même pas d'influence notable sur les tubes actifs. Il en est de même pour les tubes actifs du *Fagus sylvatica* et du *Rosa canina;* ils ont des cribles ouverts en hiver comme en été. L'époque active dure, dans le Rosier, deux ans au moins; dans le Hêtre, elle paraît être bien plus longue et dure une dizaine d'années peut-être. La période transitoire survient sans aucune influence de la saison; elle dépend uniquement de l'âge des tubes cribreux et amène bientôt l'état passif, comme cela a été démontré pour le *Tilia* et l'*Aristolochia*.

Dans le Poirier, les époques de la vie des tubes cribreux sont, au contraire, en relation intime avec les saisons de l'année. L'écorce du Poirier produit chaque année une seule zone libérienne; cette zone est composée de deux couches, l'une sclérenchymatique, fibreuse, et l'autre parenchymatique, contenant les tubes cribreux (1). En été, la zone récemment formée est la seule qui possède des tubes actifs; dans les zones plus âgées, les tubes sont tous passifs. En hiver, dans la zone récente, les tubes ont un contenu appauvri, et leurs cribles sont fermés par des callus. En comparant ces deux observations, il faut en conclure que les tubes du Poirier sont actifs seulement pendant la première année de leur existence; qu'en automne, ils passent à l'état transitoire, et deviennent enfin passifs au printemps de l'année suivante.

Dans les tubes cribreux de la Vigne, l'état actif persiste plus longtemps que dans ceux du Poirier. Pendant l'automne de la

(1) H. Mohl, *Einige Andeutungen über d. Bau des Bastes* (*Bot. Zeitung*, 1855, p. 880).

deuxième année, les tubes de la Vigne passent à l'état transitoire et finissent par gagner l'état passif encore avant l'hiver suivant. Mais ce n'est pas là le seul effet de l'influence des saisons, il y en a un autre encore et très palpable. Les tubes actifs de la Vigne se ferment en automne et se rouvrent au printemps, sans éprouver aucun changement dans leur contenu; les cribles y sont les seules parties qui subissent l'influence de la saison. Il faut bien se garder de confondre l'état hivernal des tubes actifs avec leur état transitoire; dans les deux cas, les cribles sont fermés par des callus, mais le contenu des éléments et la manière dont se rétablit leur communication sont totalement différents.

Il paraît que dans bon nombre de plantes arborescentes de notre climat, les tubes cribreux subissent l'influence des saisons de l'année et suivent en cela l'exemple de la Vigne ou du Poirier, savoir : les *Populus macrophylla*, *Juglans regia*, *Tecoma radicans*, etc. Examinée en hiver, l'écorce de ces plantes ne contient, dans les zones extérieures, que des tubes passifs; dans les zones intérieures (au voisinage du cambium), les tubes sont au contraire fermés par des callus; mais sont-ce là des tubes actifs fermés pour l'hiver ou des tubes transitoires? voilà ce que nous n'avons pu résoudre d'une manière positive, ne possédant pas de matériaux récoltés à diverses époques de l'année. Il se peut donc que les tubes cribreux du Peuplier et du Noyer se comportent comme ceux du Poirier et ne restent actifs que pendant quelques mois seulement; mais les tubes du *Tecoma* sont si riches en substances protéiques et en amidon pendant l'hiver, qu'on ne peut leur attribuer l'état transitoire; il faut, au contraire, supposer qu'ils sont encore actifs, et rétabliront, au printemps, la communication entre les contenus de leurs éléments. En un mot, les tubes du *Tecoma* conservent, selon toute probabilité, leur état actif pendant plus d'une année et subissent, sous l'influence des saisons de l'année, les mêmes modifications que nous avons démontrées pour les tubes actifs des *Vitis*, *Typha* et *Phragmites*.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Les recherches exécutées sur les tubes cribreux des plantes dicotylédones nous ont fourni ce résultat essentiel, que les éléments du tissu en question ressemblent à tous égards à ceux des Monocotylédones. Ils ne sont jamais le produit immédiat des cellules cambiales, comme nous l'avons vu dans les Gymnospermes; ils n'en dérivent que d'une manière indirecte, exactement comme dans les Monocotylédones. A cette fin, la cellule cambiale se coupe en sens longitudinal et engendre, non seulement un élément du tube cribreux, mais aussi un ou plusieurs éléments parenchymatiques, tels que parenchyme libérien, cambiforme ou cellules compagnes (*geleitzellen*). Dans des cas exceptionnels, elle peut aussi se couper d'abord en sens transversal en deux ou quatre cellules superposées, et engendrer de cette manière le même nombre d'éléments du tube cribreux, plus courts qu'à l'ordinaire.

Pendant l'époque *évolutive* du tube, le noyau disparaît de ses éléments et les cribles se développent absolument comme dans le *Phragmites*. La membrane du crible futur se couvre de mamelons calleux, symétriques sur les deux faces; ces mamelons se gonflent ensuite et se soudent en un callus, à l'intérieur duquel on retrouve la membrane primaire, sous forme d'un réseau délicat, constitué par de la cellulose. Bientôt après, le protoplasma touchant au callus vient le percer dans les points qui correspondent aux centres des mailles du réseau cellulosique intérieur, de manière à communiquer avec le protoplasma de l'élément voisin.

L'époque *active* des tubes commence au moment de la perforation de leurs cribles et dure quelques mois ou quelques années; elle n'a pas besoin d'être aussi illimitée que dans les Monocotylédones, car les tubes oblitérés sont remplacés par des tubes nouveaux, engendrés par l'activité du cambium. A cette époque, les éléments des tubes contiennent une couche pariétale de protoplasma et souvent aussi

une substance muqueuse, protéique, quelquefois même des granules d'amidon. Les cribles sont constitués de deux parties, d'un réseau de cellulose et d'une enveloppe recouvrant ce réseau et composée de substance calleuse ; tantôt ils sont ouverts à toutes les saisons de l'année, tantôt ils se ferment en automne et se rouvrent au printemps.

L'époque *transitoire* sert d'intermédiaire entre les époques active et passive ; sa durée est généralement courte. Elle consiste en ce que les éléments des tubes eribreux perdent peu à peu les substances organisées contenues dans leur intérieur et ferment leurs cribles pour les rouvrir plus ou moins vite. Cependant, la réouverture des cribles ne s'opère point par la contraction de leur enveloppe calleuse, mais bien par la dissolution totale du callus et par la réduction du crible à son squelette, au réseau cellulosique.

Pendant l'époque *passive*, les éléments des tubes ne contiennent aucune substance organisée, mais seulement un liquide aqueux; la Vigne fait une exception à cet égard, car les tubes passifs de cette plante renferment une substance muqueuse. Les tubes passifs ne peuvent donc en général servir à autre chose qu'à faire circuler l'eau d'un élément à l'autre, à travers les cribles dépourvus d'enveloppe calleuse et par conséquent ouverts à tout jamais. Dans beaucoup de plantes, les tubes passifs sont bientôt rejetés, comme les autres tissus de l'écorce, avec le rhytidome (*Vitis, Clematis*); dans d'autres, ils sont comprimés par les tissus environnants (*Aristolochia, Fagus*), ou conservés sans perdre leur forme durant de longues années (*Tilia, Populus*, etc.).

RÉCAPITULATION.

Après avoir donné un aperçu de la structure et du développement des tubes cribreux dans toutes les classes des plantes vasculaires, nous croyons la première partie de notre travail

achevée. Elle nous a occupé pendant trois ans de suite et nous a fourni les bases sur lesquelles reposeront ensuite les études sur la fonction de ce tissu. Nous connaissons maintenant, plus précisément qu'autrefois, la structure, le développement, la vie et le sort ultérieur des éléments qui constituent les tubes cribreux ; nous savons, en outre, que l'organisation de ce tissu n'est guère la même dans toutes les plantes vasculaires, mais qu'elle varie selon le rang qu'occupe la plante donnée dans le système naturel des végétaux.

Nous ne voulons pas faire ici un résumé des faits acquis par nos recherches ou énoncer des suppositions sur le rôle physiologique des tubes cribreux ; nous nous proposons seulement de comparer l'organisation de ce tissu dans les diverses classes des plantes vasculaires, pour en rappeler les caractères généraux et les différences essentielles.

Les éléments des tubes cribreux ont toujours la forme de prismes plus ou moins allongés et coupés dans le sens transversal ou oblique. Leurs parois ne sont jamais lignifiées et se composent de cellulose pure ; elles contiennent toujours des pores plus ou moins nombreux, qui conservent leur structure à toutes les époques de la vie (Archégoniées vasculaires), ou qui se perforent bientôt et se changent ainsi en vrais cribles (Phanérogames). Le contenu des éléments développés est tantôt nul (Gymnospermes), tantôt composé d'une couche pariétale de protoplasma granuleux (Archégoniées vasculaires, Angiospermes) ; le noyau y fait toujours défaut.

Tels sont les caractères généraux des éléments de notre tissu.

Voyons maintenant les différences qui résultent du rang occupé par la plante dans le système du règne végétal.

Dans les *Archégoniées vasculaires*, qui occupent le bas de l'échelle des plantes vasculaires, les éléments des tubes cribreux ne s'éloignent pas trop des éléments du tissu parenchymateux. Ils sont dépourvus de noyau et contiennent des globules protéiques, adhérents au protoplasma pariétal et rassemblés au fond des pores. Leurs parois, latérales et ter-

minales, sont munies de pores plus ou moins nombreux. La membrane de ces pores n'est jamais perforée et met un obstacle à la communication du contenu des éléments voisins; généralement homogène et composée de cellulose seulement, elle est quelquefois percée de cylindres calleux (*Pteris aquilina*)..Les saisons de l'année n'exercent aucune influence sur les tubes cribreux, qui se conservent dans le même état pendant toute leur durée.

Dans les *Gymnospermes*, la vie des tubes cribreux peut être divisée en deux époques : *évolutive* et *passive*. Pendant la première, les pores situés dans les parois du jeune tube produisent de la substance calleuse et se transforment en cribles recouverts et fermés par des callus; les éléments des tubes contiennent, à cette époque, du protoplasma pariétal et rappellent en cela les tubes des Archégoniées vasculaires. Pendant la deuxième époque, les tubes sont totalement dépourvus de protoplasma et par conséquent inertes; mais, en revanche, il y a communication immédiate entre l'intérieur des éléments voisins, parce que les cribles perdent leurs callus au moment où l'époque évolutive touche à sa fin.

Dans les *Dicotylédones*, les choses sont encore plus compliquées, car la vie des tubes cribreux y peut être divisée en quatre époques : *évolutive*, *active*, *transitoire* et *passive*. Pendant la première époque, qui sert d'introduction à la seconde, la cellule cambiale ne se transforme pas immédiatement en un élément du tube, comme cela a lieu dans les Gymnospermes; mais elle se coupe toujours en sens longitudinal et produit d'un côté un élément du tube, et de l'autre une cellule mère du parenchyme liberien, où des cellules compagnes au nombre de deux le plus souvent. Dans ces éléments ainsi ébauchés, les pores des parois, ou les cloisons horizontales en entier, se recouvrent de substance calleuse, se perforent et deviennent de vrais cribles, composés d'un réseau délicat de cellulose et d'une enveloppe calleuse. Dès ce moment, les tubes sont entrés dans l'époque active, caractérisée par la structure des cribles et par la communication du contenu protoplasmique

des éléments voisins; cette époque dure quelques mois ou quelques années de suite. Il est des tubes qui, durant cette période, ne subissent pas l'influence des saisons de l'année (*Aristolochia Sipho*, *Tilia*, *Rosa*, *Fagus*) ; d'autres en souffrent d'une manière très notable (*Vitis*, *Tecoma*) : dans ce dernier cas, les cribles se ferment avant l'hiver et se rouvrent au printemps, parce que la substance calleuse qui les revêt se gonfle en automne et se contracte au printemps. Pendant toute l'époque active, les tubes contiennent du protoplasma, une quantité plus ou moins considérable de substance muqueuse protéique (*Tilia*, *Vitis*, *Fagus*, etc.) et quelquefois de l'amidon (*Vitis*, *Tecoma*, *Fagus*).

L'époque transitoire sert d'introduction à l'époque passive et généralement ne dure que peu. Elle est tantôt indépendante des saisons de l'année; tantôt elle commence en automne (*Vitis*, *Pyrus*). Elle consiste en ce que les éléments des tubes perdent peu à peu leur contenu ; à ce moment, leurs cribles se ferment par des callus et se rouvrent ensuite par la dissolution complète de la substance calleuse. Dès ce moment, les tubes sont entrés dans l'époque passive ; ils sont totalement inertes, dépourvus de matières organisées. La saison de l'année ne peut y exercer aucune influence, car leurs cribles sont alors totalement privés d'enveloppe calleuse et réduits au réseau délicat constitué par la cellulose.

Dans les *Monocotylédones*, les tubes cribreux se développent et se comportent absolument comme dans les Dicotylédones; leur vie pourrait aussi être divisée en quatre époques. Mais, dans les Monocotylédones, les faisceaux libéroligneux sont fermés et ne possèdent pas de zone cambiale, capable de produire des tubes nouveaux en remplacement des tubes devenus passifs. Pour cette raison, l'époque active doit durer, dans les Monocotylédones comme dans les Archégoniées vasculaires, tout aussi longtemps que l'exige la vie de l'organe contenant les tubes cribreux. Et, en effet, l'époque passive ne se manifeste que dans des rhizomes très vieux, qui vont probablement mourir bientôt (*Phragmites*). Dans les plantes de

notre climat, les tubes actifs possèdent, comme ceux du *Vitis*, la faculté de fermer leurs cribles en automne et de les rouvrir au printemps. Les éléments des tubes actifs sont dépourvus d'amidon et de substance muqueuse et ne contiennent, dans leur protoplasma pariétal, que des globules protéiques, qui paraissent se dissoudre au printemps et contribuer à la densité et à la réfringence de leur protoplasma.

En définitive, la méthode comparée que nous avons suivie dans notre Mémoire, nous a appris que les tubes cribreux n'ont pas la même organisation dans toutes les plantes vasculaires, mais que leur structure devient de plus en plus compliquée, de plus en plus caractéristique et de mieux en mieux adaptée à un rôle physiologique qui est encore une énigme, à mesure que la plante dont ils sont l'attribut occupe un rang plus distingué dans l'échelle du règne végétal.

NOTE ADDITIONNELLE. — Au moment où se termine l'impression de ce mémoire, nous apprenons, par l'intermédiaire du *Botanische Zeitung*, que M. Russow a communiqué à la Société des naturalistes de Dorpat un mémoire sur les plaques calleuses des tubes cribreux. Il ne nous a pas été possible de vérifier les résultats obtenus par ce savant et de les comparer aux nôtres, d'autant plus que nous ne connaissons son mémoire que par l'extrait inséré dans le *Botanische Zeitung*, 1881, p. 723. Cependant nous ne pouvons nous dispenser de faire cette remarque, que le meilleur des réactifs qui colorent la substance calleuse est l'acide rosolique additionné d'un peu d'ammoniaque ou de carbonate de soude, découverte qui a été faite dans notre laboratoire par le Dr J. Szyszylowicz. Ce réactif colore diverses substances gélatineuses et mucilagineuses d'une manière tout à fait semblable, ce qui prouve que la substance calleuse n'est autre chose que de la cellulose transformée en substance gélatineuse.

Cracovie, le 8 décembre 1881.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Toutes les figures ont été copiées d'après nature, à l'aide d'une chambre claire. Les préparations figurées ont été généralement exécutées d'après des matériaux conservés dans l'alcool.

PLANCHE 3.

Pteris aquilina.

Fig. 1. Coupe longitudinale de la paroi latérale d'un tube cribreux. La membrane des pores contient des globules réfringents, qui ne sont autre chose que les coupes des anneaux de la figure 3. Les granules protéiques sont accumulés au fond des pores et adhèrent à la couche très mince du protoplasma pariétal. Gr. 1165.

Fig. 2. Coupe longitudinale d'une paroi semblable contenant un pore de la structure indiquée. Gr. 1165.

Fig. 2 *a*. La même préparation, traitée par le chlorure de zinc iodé. La partie de la membrane du pore, limitée par les deux globules brillants, est colorée en brun ; elle est donc composée de substance calleuse.

Fig. 3. Paroi latérale d'un tube cribreux, vue de face. Dans la membrane des deux pores, on reconnaît les anneaux réfringents; quelques granules protéiques adhèrent à la membrane des pores. Gr. 1165.

Fig. 3 *a*. La même préparation, traitée par le chlorure de zinc iodé. La membrane générale du tube est colorée en bleu. Dans les pores, les particules circonscrites par les anneaux réfringents sont devenues brunes, tandis que le reste de la membrane des pores est presque incolore.

Fig. 4. Tube cribreux isolé par la macération. Sommet de la cloison terminale, où les pores sont disposés en réseau et possèdent la structure indiquée par la figure précédente. Gr. 400.

Fig. 5. Tube isolé, le même que celui de la figure 4. Les parois latérales sont en partie couvertes de pores; les côtes de ces parois ont disparu, par suite du procédé de macération. Gr. 400.

Osmunda regalis.

Fig. 6. Partie moyenne d'un tube cribreux coupé en deux moitiés. Les parois latérales sont munies de pores, auprès desquels se trouvent les granules protéiques. Gr. 625.

Equisetum Telmateia.

Fig. 7. Coupe longitudinale d'un tube cribreux. Les globules protéiques sont accumulés auprès de la cloison transversale. Gr. 800.

Fig. 8. Cloison transversale, fortement inclinée et s'insérant sur la paroi latérale. Coupe très mince permettant de reconnaître la structure intime de la

paroi et de ses pores. Les globules protéiques n'ont été conservés, dans cette préparation, que d'un côté de la cloison terminale. Gr. 1165.

Fig. 9. Coupe longitudinale d'une paroi latérale du tube. Gr. 1165.

Fig. 10. Partie moyenne d'un tube coupé en deux moitiés. Les globules protéiques forment des amas qui recouvrent les pores et masquent plus ou moins leur présence. Gr. 800.

Lycopodium annotinum.

Fig. 11. Partie moyenne d'un tube coupé en deux moitiés. Les pores des parois latérales sont disposés en groupes plus ou moins distincts. Gr. 1165.

Planche 4.

Salvinia natans.

Fig. 1. Coupe transversale du faisceau axile; on y reconnaît aisément la disposition des tissus. Les cellules du parenchyme contiennent du protoplasma pariétal et les tubes des globules brillants. On a donné des contours doubles aux trachéides pour les rendre ainsi plus facilement reconnaissables. Gr. 625.

Fig. 2. Tube cribreux, avec sa cloison terminale oblique, à laquelle adhèrent les globules protéiques. A côté, une cellule parenchymatique. Préparation prise dans un tissu macéré. Gr. 1165.

Fig. 3. Coupe optique de la paroi latérale d'un tube. Les globules protéiques sont rassemblés au fond des pores. Préparation prise dans un tissu macéré. Gr. 1165.

Selaginella Martensii.

Fig. 4. Petite portion d'une coupe transversale du faisceau libéroligneux axile; elle a été prise sur le côté latéral de la lame vasculaire. A gauche, les trachéides; vient ensuite le parenchyme périvasculaire; plus loin on distingue deux couches de tubes cribreux; enfin, à droite, il y a deux couches parenchymatiques formant la gaine du faisceau et touchant au méat aérien circulaire. Les cellules de la gaine contiennent des grains de chlorophylle. Parmi les tubes, on reconnaît trois cellules elliptiques dont la signification est douteuse (protophloème?). Gr. 320.

Fig. 5. Coupe longitudinale d'un tube cribreux. La cloison terminale est plus riche en pores que les parois latérales. Gr. 1165.

Marsilea Drummondii.

Fig. 6. Partie médiane d'un tube étroit coupé en deux moitiés. Les globules protéiques adhèrent aux parois et sont le plus nombreux au fond des pores. Gr. 800.

Fig. 7. Partie d'une cloison terminale, vue de face. Pores formant un réseau, comme dans le *Pteris*. Gr. 800.

Isoetes Durieui.

Fig. 8. Coupe transversale du faisceau libéroligneux d'une feuille adulte. Les trachéides de formation postérieure occupent la grande base du trapèze, tour-

née en haut. Les cellules qui entourent les trois trachéides primaires ont déjà acquis toutes les qualités de cellules endodermiques. Les éléments libériens ont tous des parois très épaisses, sauf les éléments extérieurs dans chacun des deux groupes. Les canaux aérifères sont désignés par des contours doubles. Gr. 280.

Fig. 9. Coupe longitudinale d'un des éléments libériens. Les globules protéiques se trouvent près des parois latérales, et près de la cloison transversale. Gr. 1165.

PLANCHE 5.

Pinus sylvestris.

Fig. 1. Paroi radiale d'une cellule récemment produite par l'activité du cambium et allant se transformer en tube cribreux. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 2. Cloison terminale d'un tube très jeune. La membrane des pores est constituée de particules, les unes plus, les autres moins réfringentes. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 3. Deux jeunes tubes séparés par un crible futur. Coupe transversale, colorée par le chlorure de zinc iodé. Le crible est recouvert des deux côtés par des mamelons symétriques colorés en brun; la membrane normale est colorée en bleu. Gr. 1165.

Fig. 4. Cloison terminale d'un jeune tube du *Pinus Laricio*. Les cribles futurs sont formés de cylindres calleux, reliés par de minces interstices composés de cellulose; en outre, chaque cylindre calleux contient encore un granule de cellulose. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 5. Paroi radiale d'un jeune tube, vue de face. Le crible futur est composé de cylindres calleux remplissant les mailles d'un réseau cellulosique. Coupe radiale. Gr. 1165.

Fig. 6. Cloison terminale d'un jeune tube. Les cribles futurs sont composés d'un réseau cellulosique très mince et de cylindres calleux ayant la forme d'un biscuit et bouchant les mailles du réseau. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 7. Cloison radiale d'un tube un peu plus avancé. Les cylindres calleux se sont soudés d'un côté du réseau cellulosique, tandis que, de l'autre, ils sont encore distincts. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 8. Cloison terminale d'un tube s'insérant sur la paroi radiale. Les pores de la cloison terminale sont remplis de callus verruqueux, au milieu desquels on voit toujours le réseau cellulosique; dans le pore de la paroi radiale, le callus est totalement lisse et arrondi. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 9. Cloison terminale dont les cribles sont à l'état transitoire. Toutes les moitiés droites des callus sont totalement dissoutes, tandis que les moitiés gauches sont encore intactes et touchent au protoplasma pariétal, conservé dans le tube de gauche. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 10. Coupe transversale de quatre tubes totalement passifs et un peu comprimés dans le sens radial. La coupe a passé par deux cribles entièrement débarrassés de callus. Gr. 1165.

Fig. 11. Paroi radiale vue de face, contenant deux cribles totalement dépourvus de callus. Coupe radiale. Gr. 1165.

Fig. 12. Cloison terminale d'un tube entièrement développé et passif. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

Fig. 13. Tube cribreux isolé par la macération. Les cribles y abondent dans les deux bouts et sont assez rares dans la partie médiane. Gr. 160.

Abies pectinata.

Fig. 14. Cloison terminale d'un tube adulte et passif. Coupe tangentielle. Gr. 1165.

PLANCHE 6.

Phragmites communis.

Fig. 1. Cloison transversale d'un tube cribreux, vue de face et formée de cellulose pure. Coupe transversale prise dans un très jeune entre-nœud. Gr. 800.

Fig. 2. Petite portion d'un crible futur, vue de face et traitée par le chlorure de zinc iodé. Le réseau est coloré en bleu, et ses mailles remplies de substance calleuse, en brun. Entre-nœud un peu plus âgé. Gr. 1165.

Fig. 3. Petite portion d'un crible futur, couvert de mamelons calleux qui se correspondent sur ses deux faces. Coupe longitudinale traitée par le chlorure de zinc iodé. Gr. 1165.

Fig. 4. Préparation prise dans le même entre-nœud et traitée par la potasse caustique. Les mamelons calleux ont été dissous; les portions du crible conservées sont constituées par de la cellulose. Gr. 1165.

Fig. 5. Coupe longitudinale d'un tube, prise dans un entre-nœud encore plus âgé. Le jeune crible se compose d'un réseau cellulosique très délicat et de bouchons calleux qui en bouchent les mailles et atteignent une hauteur assez sensible. Gr. 1165.

Fig. 6. Coupe longitudinale d'un tube plus âgé. Les bouchons calleux, excepté celui du centre, sont soudés latéralement en un callus ondulé sur ses deux faces. Gr. 1165.

Fig. 7. Coupe longitudinale d'un tube encore plus âgé, dont le crible est composé d'un réseau cellulosique et d'un callus homogène et lisse. Gr. 1165.

Fig. 8. Tube cribreux, dont le crible vient d'être percé par le protoplasma. Gr. 1165.

Fig. 9. Tube pris dans un rhizome vieux et lignifié, déterré au mois de janvier Le crible y est encore ouvert dans la partie centrale et déjà fermé sur les bords; le gonflement de l'enveloppe calleuse du crible et la formation du callus s'effectuent ici graduellement et se propagent dans l'ordre centripète. Gr. 800.

Fig. 10. Tube cribreux pris dans le même rhizome et dans le même entre-nœud que la figure précédente. Le crible est à l'état hivernal; il est fermé par un callus un peu plus épais sur les bords qu'au centre même. G. 800.

Fig. 11. Tube cribreux d'un rhizome assez jeune, déterré au mois de février, dont les tubes étaient pour la plupart à l'état indiqué par la figure suivante. La cloison transversale se compose d'un réseau cellulosique et de bouchons calleux qui ont commencé à se souder dans l'ordre centrifuge. Gr. 1165.

Fig. 12. Tube dont le crible transversal et le petit crible latéral sont couverts de callus. Même entre-nœud que la figure précédente. Gr. 800.

Fig. 13. Tube cribreux au moment de la dissolution du callus, le 2 du mois d'avril. La moitié supérieure du callus est striée dans le sens vertical et peu désorganisée encore; l'inférieure est presque totalement détruite, il n'en reste que deux morceaux, situés près des parois latérales. Gr. 800.

Fig. 14. Cette figure, placée ici par mégarde, se rapporte à l'*Aristolochia Sipho* et sera expliquée en même temps que la figure 6 de la planche 7.

Planche 7.

Typha latifolia.

Fig. 1. Tube cribreux à l'état hivernal. Le crible est fermé par un callus homogène, et le protoplasma pariétal, contracté par l'alcool, contient des globules protéiques (3 novembre). Gr. 1165.

Fig. 2. Tube cribreux sortant de l'état hivernal. On reconnaît, dans le callus, des stries verticales indiquant les points dans lesquels il sera bientôt perforé. Préparation faite, le 8 avril, dans un rhizome qui était cultivé dans une chambre chauffée depuis le 26 mars. Gr. 1165.

Fig. 3. Tube cribreux venant de sortir de l'état hivernal. Le callus est devenu plus mince à cause de sa contraction ; les stries, qu'on y voyait dans la figure précédente, sont déjà remplacées par des canaux étroits, remplis de protoplasma et servant à rétablir la communication entre le contenu des éléments voisins. Préparation du même rhizome, faite le 8 avril. Gr. 1165.

Fig. 4. Tube cribreux ayant acquis l'état estival. Le crible est devenu mince à cause de la contraction de son enveloppe calleuse; ses perforations se sont élargies pour la même raison. Le protoplasma dense et réfringent, qui est accumulé au-dessus du crible, émet des excroissances qui passent par les mailles du crible sans se confondre avec le protoplasma de l'élément inférieur. Préparation faite, le 22 avril, dans le même rhizome cultivé depuis le 26 mars. Gr. 1165.

Aristolochia Sipho.

Fig. 5. Tube cribreux très jeune. La cloison terminale, vue de face, est composée de cellulose pure et recouverte de mamelons calleux. Gr. 800.

Fig. 6. Tube un peu plus âgé, traité par le chlorure de zinc iodé. Les mamelons calleux colorés en brun ont déjà acquis un volume bien plus considérable. — La figure 14 de la planche 6 représente la coupe longitudinale d'un crible au même état que la figure précédente. Ce crible est composé d'une lamelle cellulosique renflée de place en place, et de mamelons calleux qui en recouvrent les parties minces et sont symétriques sur les deux faces. La préparation a été traitée par le rouge d'aniline, qui colore la cellulose plus forement que la substance calleuse. Gr. 800.

Fig. 7. Tube cribreux plus avancé, traité par le chlorure de zinc iodé. Le crible est coloré en bleu, ses mailles en jaune. Au milieu de chaque maille on voit un point brillant. Gr. 800.

Fig. 8. Tube cribreux entièrement développé. Coupe tangentielle. Gr. 400.

Fig. 9. Petite portion d'un crible, vu de face, composé d'un réseau de cellulose et d'une envellope calleuse. Préparation traitée par le chlorure de zinc iodé. Gr. 800.

Fig. 10. Coupe longitudinale d'un tube dont le crible a acquis une épaisseur très considérable à cause du gonflement de son enveloppe calleuse. Gr. 800.

Fig. 10 *a*. Petite portion d'un crible, vu de face, se trouvant dans l'état de la figure précédente et coloré par le chlorure de zinc iodé. Le microscope a été fixé sur le réseau cellulosique dont les mailles paraissent être remplies de substance calleuse et vides au centre. Gr. 800.

(Les figures 5-10 ont été faites d'après des tiges récoltées au mois de juin.)

Fig. 11. Coupe longitudinale d'un tube dont le crible est fermé par un callus volumineux. Décembre. Gr. 590.

Fig. 12. Tube cribreux à l'état transitoire. Le callus est en grande partie dissous. Mai. Gr. 590.

Fig. 13. Tube cribreux entièrement passif. Le crible est formé de cellulose pure, sans aucune trace d'enveloppe calleuse. Mai. Gr. 590.

Planche 8.

Tilia parvifolia.

Fig. 1. Tube cribreux actif. La cloison terminale est munie de deux cribles seulement. Coupe tangentielle. Janvier. Gr. 800.

Fig. 2. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un tube cribreux qui vient de passer à l'état transitoire. Son contenu est déjà pauvre et les cribles sont fermés par des callus. Janvier. Gr. 800.

Fig. 3. Coupe transversale ayant passé par deux cribles dont les callus se sont en partie désorganisés. Janvier. Gr. 800.

Fig. 4. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un tube passif. La cloison terminale renferme cinq cribles dépourvus d'enveloppe calleuse. Janvier. Gr. 800.

Fig. 5. Coupe transversale d'un groupe de tubes très jeunes, situés dans le voisinage immédiat du cambium. On y voit que les cellules cambiales se divisent chacune en trois cellules; les deux cellules latérales sont plus petites et deviendront des cellules compagnes; la cellule médiane, toujours plus large, formera un élément du tube cribreux. Juin. Gr. 400.

Vitis vinifera.

Fig. 6. Petite portion de la cloison terminale d'un très jeune tube cribreux. Les cribles sont encore formés d'une membrane de cellulose, couverte de mamelons calleux. Août. Gr. 800.

Fig. 7. Coupe longitudinale (tangentielle) de la cloison terminale d'un tube très jeune. Les cribles sont composés d'une lamelle de cellulose et de mamelons calleux qui sont bien plus volumineux et plus serrés que dans la figure précédente. Août. Gr. 800.

Fig. 8. Coupe longitudinale (tangentielle) de la cloison terminale d'un jeune tube cribreux. Les mamelons calleux des jeunes cribles sont déjà soudés en un callus embrassant les cribles; ces callus commencent déjà à être perforés

par la substance protéique émanant de l'élément supérieur, à droite. Le contenu de l'élément inférieur, à gauche, a été écarté pendant la préparation; celui de l'élément supérieur, à droite, est assez riche en globules d'amidon. Août. Gr. 800.

Fig. 9. Coupe transversale ayant passé par le crible d'un tube actif, formé l'année dernière. La substance protéique d'un élément passe dans l'autre à travers le crible. Juin. Gr. 800.

Fig. 10. Coupe transversale de la cloison terminale d'un tube actif formé l'année dernière; elle passe par les cribles couverts de callus. Dans ces callus, qui étaient entièrement homogènes durant l'hiver, on voit apparaître des stries verticales. 9 avril. Gr. 800.

Fig. 11. Coupe semblable à la précédente. Tout le callus est muni de stries verticales qui alternent avec les particules du réseau cellulosique. 17 avril. Gr. 800.

Fig. 12. Coupe transversale d'un crible dont le callus est percé de canaux, vides encore à cette époque. 26 avril. Gr. 800.

Fig. 13. Coupe longitudinale (tangentielle) d'un tube formé l'année dernière. La cloison terminale contient dix cribles percés par la substance protéique de l'élément inférieur. Les cribles sont encore très épais, mais ils le sont déjà bien moins que dans la figure précédente. 26 avril. Gr. 800.

Fig. 14. Tube cribreux achevant la deuxième année de son existence. Le contenu de ses éléments est réduit à la substance muqueuse, protéique; l'amidon et le protoplasma pariétal en ont disparu. Les callus fermant les cribles commencent à se dissoudre dans leurs moitiés supérieures, qui sont, pour cette raison, moins volumineuses que les moitiés inférieures. Août. Gr. 800.

Fig. 15. Tube achevant la deuxième année de sa vie. La cloison terminale contient quatre cribles; les moitiés supérieures de leurs callus sont devenues poreuses; les moitiés inférieures se sont totalement dissoutes. Toute la partie supérieure de l'élément inférieur est remplie par un thylle *t*, qui a été produit par une cellule parenchymatique située au delà du tube. Août. Gr. 800.

Fig. 16. Tube cribreux dans la troisième année de son existence. Son intérieur contient des thylles *t*, produits par les cellules parenchymatiques voisines. La cloison terminale est aussi couverte de thylles; on n'en voit que deux cribles *c*. L'intérieur du tube contient, entre les thylles, une substance muqueuse brunâtre. Avril. Gr. 320.

Fig. 17. Portion d'une coupe transversale d'une zone libérienne, dans la troisième année de son existence. Les cellules parenchymatiques contiennent du protoplasma et de l'amidon; les tubes cribreux sont à l'état passif et renferment une substance muqueuse brunâtre. La coupe a passé par un crible. Avril. Gr. 320.

SUR

LA STRUCTURE ET LE DÉVELOPPEMENT DES TUBES CRIBREUX

Par M. RUSSOW,
Professeur de botanique à l'Université de Dorpat (1).

INTRODUCTION.

Ayant découvert par hasard que le bleu d'aniline est fixé d'une manière durable par la substance calleuse des tubes cribreux (2), j'ai été amené à entreprendre une étude plus approfondie du cal de ces tubes, qui n'était connu que dans un petit nombre de familles de plantes. Dès le mois d'avril de l'année dernière, j'étais parvenu, à l'aide de ce réactif, à constater la présence des plaques calleuses dans les tubes cribreux d'environ cent cinquante espèces, appartenant à soixante familles les plus diverses; mais je n'avais pas réussi pourtant à la manifester dans toutes les plantes étudiées, notamment parmi les Cryptogames vasculaires (3). Depuis lors, j'ai poursuivi cette étude et je suis arrivé, par l'emploi des réactifs iodés, à trouver le cal dans les tubes cribreux de toutes les plantes vasculaires qui ont fait l'objet de mes recherches. Les préparations iodées se prêtent, en effet, beaucoup mieux que le bleu et les autres couleurs d'aniline, à l'étude de la structure délicate des cribles et de leurs dépôts calleux.

A vrai dire, aux plantes que j'avais examinées précédemment je n'ai ajouté que soixante à soixante et dix espèces et environ quinze familles nouvelles, de sorte que la totalité des espèces où le cal a été constaté s'élève aujourd'hui à environ

(1) Ce nouveau mémoire de M. Russow, publié dans les *Sitzungsbericke der Dorpater Naturforscher Gesellschaft*, 17 février 1882, a suivi de près celui de M. de Janczewski, qu'il critique et complète utilement. Nous en donnons la traduction. (*Réd.*)

(2) *Sitzungsberichte der Naturforsch. Gesellschaft*. Dorpat, 19 mars 1881.

(3) *Ibid.*, 23 avril 1881. C'est à ce dernier travail que M. de Janczewski fait allusion dans sa note de la page 159 de ce volume. (*Réd.*)

deux cent vingt, appartenant à soixante-quinze familles; mais si l'on remarque que partout où l'on recherche le cal on réussit à le rencontrer, on est fondé à croire qu'il n'y a pas de tube cribreux en voie de fonctionnement qui en soit dépourvu. Je ferai même observer, par anticipation, que de tous les caractères des tubes cribreux le cal est le seul constant, le seul qui ne manque jamais. Les ponctuations criblées, en effet, comme je crois l'avoir montré précédemment, se rencontrent aussi dans le parenchyme, notamment dans le parenchyme des rayons et des compartiments du liber secondaire, tandis qu'elles paraissent manquer complètement aux tubes cribreux de l'*Isoetes*. Au contraire, la substance calleuse ne se retrouve dans aucun autre élément que les tubes cribreux, ou leurs équivalents morphologiques comme chez l'*Isoetes;* seul, l'*Ophioglossum vulgatum* fait peut-être exception à cette règle.

Je me suis attaché à étudier la structure délicate et le développement des cloisons criblées, des cribles avec leurs dépôts calleux, des filaments connectifs qui traversent ces cribles et des masses gélatineuses qui leur sont appliquées, tout d'abord et principalement chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, ensuite aussi chez les Monocotylédones et les Cryptogames vasculaires.

Parmi les Dicotylédones, les recherches les plus approfondies ont eu pour objets : le *Cucurbita Pepo*, comme représentant des plantes herbacées annuelles, et les *Populus tremula*, *Tilia europæa*, *Sorbus aucuparia*, *Æsculus Hippocastanum*, *Quercus pedunculata*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Prunus Padus*, *Populus nigra*, comme représentants des végétaux ligneux.

Chez les Gymnospermes, on a étudié, en première ligne les *Pinus sylvestris* et *Abies excelsa*, en seconde ligne les *Larix sibirica*, *Abies Pichta* et *Juniperus communis*.

Les autres espèces, étudiées avec moins de soin, seront désignées nominativement plus tard. Pour les recherches sur les végétaux ligneux, on s'est servi de tiges puissantes et normalement développées, âgées le plus souvent de vingt à

soixante ans. La préparation par coupes et macération a eu lieu ordinairement sur des matériaux préalablement plongés dans l'alcool; on a utilisé aussi des sections faites sur la tige fraîche et sur la tige desséchée. Pour l'étude des cribles et de leurs dépôts calleux, les sections transversales des tiges desséchées ont été reconnues préférables, parce qu'on les obtient plus minces qu'avec la tige fraîche ou conservée dans l'alcool.

Le meilleur des réactifs à employer pour les recherches sur les tubes cribreux est le chloro-iodure de zinc mélangé avec une solution concentrée d'iode dans l'iodure de potassium. J'ai trouvé commode de préparer à l'avance plusieurs dissolutions de concentration différente, c'est-à-dire renfermant plus ou moins d'iodure de potassium iodé et de me servir de l'une ou de l'autre suivant le besoin. La solution brun sombre renfermant le plus d'iode exerce une action rétractive ou astringente sur le cal, et celui-ci conserve encore après vingt-quatre heures sa belle couleur rouge brun caractéristique.

L'action astringente subie par la substance calleuse apparaît nettement, si l'on traite d'abord la section de la tige fraîche ou desséchée par une solution aqueuse de bleu d'aniline. Les contours du cal coloré en bleu semblent noyés, notamment chez les Conifères, et souvent se perdent sans limite nette du côté de la cavité du tube cribreux; après l'addition de la solution iodée, le cal, maintenant coloré en rouge brun, prend au contraire un contour très vif et son volume est plus petit qu'auparavant. Après l'évaporation de l'iode, le cal reprend, avec sa coloration bleue, son état de gonflement et son contour indécis. Si le chloro-iodure de zinc contient peu d'iodure de potassium iodé, le cal, préalablement coloré par le bleu d'aniline, devient d'un violet pur, et, avec moins d'iode encore, il se colore en beau vert pomme.

Au sujet du bleu d'aniline, je ferai remarquer que, dans la plupart des préparations, la coloration bleue du cal conserve encore son intensité après onze mois de séjour dans la glycérine, tandis que dans certaines autres elle a complètement disparu, sans qu'on sache donner la raison de cette différence.

J'ajouterai que la solution aqueuse de bleu d'aniline, après environ deux mois d'exposition à la lumière, se modifie au point que la matière colorante n'est plus fixée par le cal, tandis que les membranes cellulaires se colorent comme auparavant.

Parmi les substances qui colorent la substance calleuse, M. de Janczewski a indiqué récemment, comme la meilleure, l'acide rosolique additionné d'un peu d'ammoniaque ou de carbonate de soude, réactif employé pour la première fois par M. Szyszylowicz (1). Grâce à l'obligeance de mon ami M. Dragendorff, j'ai pu essayer cette substance colorante. La réaction se fait facilement, mais la belle coloration rouge hyacinthe que prend le cal est malheureusement très éphémère, loin de valoir par conséquent la couleur si permanente obtenue avec le bleu d'aniline.

Mais de tous les réactifs connus, c'est certainement le mélange en proportions convenables du chlorure de zinc iodé avec l'iodure de potassium iodé, qui rend les plus grands services dans l'étude du cal en particulier et des tubes cribreux en général. La preuve, c'est que ce réactif m'a permis de reconnaître que la substance du cal n'est pas homogène, comme on le croyait, mais composée de deux masses différentes qui se distinguent par l'intensité de leur coloration; je reviendrai plus loin sur ce sujet, qui est le résultat le plus important de mes études sur le cal.

Découverts par Hartig, en 1837, les tubes cribreux, si l'on met à part ceux de la Courge, étudiés par Hartig, Mohl, Nägeli et Hanstein, n'ont pas été, jusqu'à ces dernières années, l'objet de recherches approfondies. M. Briosi a apporté, en 1873, une précieuse contribution à la connaissance de ces tubes en montrant qu'ils renferment de l'amidon. Dans son *Anatomie comparée*, M. de Bary a consigné, en 1877, un grand nombre d'observations nouvelles sur les tubes cribreux, notamment sur leur contenu, sur la disposition et la structure des cribles et sur leur cal. La connaissance des tubes cribreux est entrée,

(1) Voy. page 159 du présent volume.

en 1880, dans une phase nouvelle à la suite du travail soigneux et approfondi de M. Wilhelm (1), qui a suivi le développement des tubes, les transformations de leur contenu et la formation du cal, sur trois plantes seulement, il est vrai, mais avec d'autant plus de profondeur.

Après avoir observé le premier, en 1878, dans une courte note, le développement des tubes cribreux (2), M. de Janczewski a consacré récemment trois années à des études comparées sur la structure et le développement de ces tubes dans les quatre principaux groupes des plantes vasculaires, et il vient de publier les résultats de ce grand travail (3). Bien que mes observations aient porté en majeure partie sur les mêmes plantes qui ont servi aux recherches de M. de Janczewski et que je sois parvenu aussi aux mêmes résultats que lui, je crois cependant que la publication de mon travail ne sera pas superflue. Sur plusieurs points, en effet, mes conclusions diffèrent profondément de celles de mes devanciers, et sur d'autres j'ai pu observer des faits qui leur ont échappé.

GYMNOSPERMES.

Comme M. de Janczewski, c'est le Pin (*Pinus sylvestris*) que j'ai étudié avec le plus de soin.

La structure de l'écorce secondaire est ici très régulière. La masse principale en est formée par des tubes cribreux parallélipipédiques, dont les éléments ont leurs extrémités amincies en forme de ciseau dans le plan radial. Contrairement à ce qui a lieu pour les vaisseaux, dont les cellules, également pointues aux extrémités, sont presque toujours courbées dans le plan du rayon, de manière que, dans la section radiale, l'extrémité fasse avec l'axe du vaisseau un angle parfois droit, le plus souvent obtus, on n'observe jamais, dans les tubes cribreux, la

(1) Wilhelm, *Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparats dicotyler Pflanzen*, 1880.

(2) *Comptes rendus*, 22 juillet 1878.

(3) Voy. la page 50 du présent volume.

moindre trace d'une pareille flexion latérale. Les tubes sont disposés régulièrement en séries radiales, entrecoupées par des zones tangentielles de parenchyme contenant une à trois, le plus souvent deux assises d'épaisseur; les cellules de ce parenchyme se transforment en grande partie en fibres cristalligènes. Abstraction faite de leur contenu, ces dernières se distinguent, par leur forme comprimée, de leurs voisines plus ou moins arrondies, qui renferment beaucoup d'amidon en été et en automne. Parfois on trouve aussi quelques cellules parenchymateuses disséminées dans la zone compacte des tubes cribreux, le plus souvent vers l'extérieur, au voisinage du bord interne de la zone extérieure du parenchyme libérien, rarement plus vers l'intérieur. Ce dernier cas s'observe plus souvent dans le Sapin; dans le Mélèze, il y a un grand nombre de ces cellules disséminées parmi les tubes cribreux, de façon que les zones parenchymateuses, surtout dans les portions âgées du liber, se distinguent mal les unes des autres.

Enfin le liber, comme le bois, est traversé par des rayons de parenchyme composés, à de rares exceptions près, d'une simple rangée de cellules. Comme dans le bois, les cellules qui terminent le rayon en haut et en bas sont conformées autrement que celles du milieu.

Dans les couches les plus âgées et les plus extérieures du liber secondaire, les zones des tubes cribreux morts sont plus ou moins et souvent très fortement comprimées, tandis que les cellules du parenchyme libérien ont pris une section presque circulaire et ont gagné notablement en diamètre. Par suite de cette compression et de ce déplacement des couches des tubes cribreux, les rayons libériens se trouvent pliés en zigzag ou ondulés, phénomène qui se retrouve d'ailleurs avec plus ou moins d'intensité dans le liber secondaire âgé de presque tous les végétaux ligneux.

A chaque période végétative, il se forme une zone de parenchyme libérien; il en résulte que l'on peut facilement mesurer l'épaississement annuel du liber, très nettement dans le Pin et le Sapin, avec moins de certitude dans le Mélèze, notam-

ment vers l'extérieur. On constate ainsi que dans le Pin, au-dessous de la couche de liège la plus interne, il y a dix à quinze anneaux annuels de liber secondaire à l'état d'activité, mais que la vie, à l'exception des deux plus jeunes couches annuelles, s'y trouve localisée dans le parenchyme libérien qui forme les zones tangentielles et les rayons, parce que dans les huit à treize anneaux externes les tubes cribreux sont tous vides et inertes.

Il faut encore remarquer qu'aucune des deux limites de la production libérienne annuelle ne coïncide avec la zone parenchymateuse; celle-ci, en effet, ne se forme ni à la fin, ni au commencement de la période végétative, mais environ au premier tiers ou au début du second tiers de cette période, vers le milieu du mois de juin. Avant le parenchyme, il se fait d'ordinaire, au commencement de l'année, quatre à cinq assises de tubes cribreux. M. de Janczewski dit que la zone parenchymateuse lui a semblé se former à la fin de l'année (1). Çà et là, une cellule de parenchyme peut bien, en effet, prendre naissance à la fin de la période végétative, mais il est certain que la zone en question se forme à l'époque que je viens d'indiquer.

Considérons maintenant de plus près les tubes cribreux.

La membrane des tubes cribreux actifs est assez épaisse, riche en eau, nullement lignifiée; la paroi commune à deux tubes contigus est différenciée au moins en trois, le plus souvent en cinq, assez fréquemment en sept et parfois même en neuf couches, dont les plus nettes sont la lame moyenne et les deux couches les plus internes. La section transversale d'un tube cribreux est tantôt carrée, tantôt aplatie, de manière que sa dimension tangentielle soit presque le double de sa dimension radiale. Il n'est pas rare de voir, vers le milieu de la zone annuelle, des tubes à section carrée alterner dans la même série radiale avec des tubes à section aplatie; de même, à la fin de la période végétative, contre la région cambiale, on trouve des tubes dont

(1) Voy. le mémoire inséré au présent volume.

le diamètre radial est plus grand que celui des précédents. Mais, en somme, le diamètre radial va diminuant progressivement de dehors en dedans; pourtant, la limite entre les tubes cribreux les derniers formés en automne et les premiers nés au printemps n'est pas nettement indiquée et ne peut se déterminer que par la position régulière des zones de parenchyme.

Les parois tangentielles sont, comme celles des vaisseaux, entièrement lisses, tandis que les parois radiales sont pourvues de ponctuations criblées de forme arrondie, notablement moins grandes que les ponctuations aréolées des vaisseaux, mais disposées de la même manière, beaucoup plus rapprochées aussi sur les faces terminales obliques que sur les faces longitudinales, ce qui a été signalé déjà par M. de Janczewski.

Dans le liber secondaire des tiges âgées, la membrane moyennement épaisse des tubes cribreux ne s'amincit pas brusquement au pourtour des ponctuations, tandis que dans celui des branches d'un ou deux ans, la paroi relativement très épaisse du tube s'abaisse perpendiculairement vers la surface des cribles. Si je signale cette différence, c'est parce qu'il en résulte que les matériaux dont s'est servi M. de Janczewski, à en juger par ses descriptions et ses figures, provenaient de branches. Or, dans les branches, les éléments du liber secondaire sont notablement plus petits dans toutes leurs parties que dans la tige, et par conséquent, pour l'étude d'objets aussi difficiles que les ponctuations criblées des Gymnospermes, les branches sont beaucoup moins favorables que la tige. C'est surtout à cette circonstance qu'il faut attribuer, selon moi, que M. de Janczewski ait méconnu la structure compliquée de la ponctuation criblée et de son cal chez le Pin, et en général chez les Abiétinées.

Le crible est partagé, comme M. de Bary l'a déjà complètement figuré, par des bandelettes relativement hautes, tantôt plus larges, tantôt plus étroites, en un certain nombre de petits champs de grandeur inégale et de forme irrégulière, et chacun de ces derniers est perforé de trois à six petits trous

rès fins, de diamètre assez différent, le plus souvent disposés en cercle. Sans doute, cette subdivision du crible en champs ou plages n'est pas aussi fortement accusée chez les Abiétinées que chez les Araucariées, les Séquoiées et les autres Gymnospermes; elle n'en est pas moins, notamment dans le Pin, très décidément exprimée et se laisse le plus souvent apercevoir avec netteté, même sur les tubes cribreux des branches. La distinction établie par M. de Janczewski entre les ponctuations criblées des Abiétinées et celles des autres Conifères et des Gnétacées, sur ce que les premières manqueraient de la subdivision en compartiments qui existe chez les autres, se trouve donc dénuée de fondement.

Il est évident que M. de Janczewski n'a pas vu les fines perforations des plages criblées, car dans sa description il n'est question que des contours de ces plages, qu'il prend pour le contour même des pores (1). Que l'on consulte, dans l'*Anatomie comparée* de M. de Bary, la figure 77, à la page 188, on verra les pores des plages criblées marqués par des points; au lieu de ces points, que l'on mette de petites mailles irrégulières, atteignant jusqu'au bord de la plage, et l'on aura une image exacte de la ponctuation criblée des Abiétinées. D'après M. de Janczewski, les cribles du *Pinus sylvestris* n'auraient que huit à douze pores, tandis que le nombre réel est au moins trois ou quatre fois plus grand.

Pendant la période d'activité des tubes, et encore plus tard chez quelques-uns, les pores ou mieux les canaux des cribles sont remplis par une masse calleuse, faible à l'origine, qui augmente notablement avec le temps. Pour voir clair dans ce phénomène, considérons une section transversale intéressant à la fois le cambium, le jeune liber secondaire et quelques zones annuelles de liber plus âgé, après l'avoir traitée par la solution iodée dont on a indiqué plus haut la composition.

Les parois radiales des jeunes tubes cribreux complètement développés paraissent traversées par des bâtonnets rouge

(1) Ce caractère a échappé aussi à M. Dippel dans sa description des cribles du Mélèze (*Mikroskop*, II, p. 135, fig. 56).

brun, renflés en tête à l'extrémité tournée vers l'intérieur du tube; en leur milieu, dans l'épaisseur de la lamelle moyenne, ces bâtonnets sont interrompus par de petits nodules arrondis ou lenticulaires, ordinairement colorés en jaune. En d'autres termes, la paroi, dans toute l'étendue du crible, fait l'effet d'être traversée de chaque côté en des points correspondants par des chevilles munies d'un bouton, ou par des bouchons coniques terminés par une tête arrondie, enfoncés de manière à appuyer leur extrémité contre le nodule médian. Les bords des bouchons calleux ont une auréole sombre, ou sont enveloppés comme de stries d'un brun sombre. Je regarde ces stries brunes comme identiques avec les stries ou les baguettes brunes qui traversent le coussinet calleux des Angiospermes, et dont il sera question plus tard.

Les bâtonnets à tête, c'est-à-dire les deux bouchons en regard réunis par le nodule médian, sont rarement distribués à égale distance l'un de l'autre sur la surface du crible, mais d'ordinaire rapprochés par deux ou quelquefois par trois. Les portions de membrane de cellulose situées entre les groupes de deux ou trois bâtonnets sont nettement colorées en bleu violet; sur les coupes très fines, on voit aussi la coloration violette se manifester entre les deux ou trois bâtonnets de chaque groupe. Les nodules, dont le diamètre égale sensiblement la largeur des bâtonnets, ne sont pas toujours nettement visibles et paraissent colorés tantôt en jaune ou en brun, tantôt en bleu violet comme la membrane de cellulose. Fait-on agir une dissolution étendue de potasse avant l'emploi du réactif iodé, la plaque de cellulose se gonfle notablement, la substance calleuse n'est pas altérée, les nodules ou disparaissent, ou subsistent à l'état de granules irréguliers, tandis que les deux moitiés du bâtonnet calleux (les deux bouchons à tête correspondants) sont écartés l'un de l'autre. Dans quelques cas très rares, les deux chevilles calleuses ainsi écartées demeuraient unies entre elles à travers la membrane fortement gonflée par un mince filet clair. Les nodules demeurent encore visibles sur des cribles âgés, pourvus de plaques calleuses épaisses,

tandis que toute trace en disparaît dans les cribles dépouillés de leur cal.

On peut se demander maintenant que représentent ces nodules? Ne sont-ils que des portions de lamelle de cellulose, situées entre les canaux et non dissoutes? Alors les canaux des cribles demeureraient fermés, tout au moins pendant la période d'activité des tubes cribreux. Je suis incapable, pour le moment, de donner une explication suffisante de ces nodules. Toutefois, si l'on considère que les cribles âgés, une fois dépourvus de cal, sont certainement perforés, et si l'on réfléchit aux cribles des Dicotylédones, chez un grand nombre desquels la perforation est certaine, on est porté à regarder la fermeture du crible, dans le cas actuel, comme peu vraisemblable.

M. de Janczewski, qui a vu aussi et figuré ces nodules (1), les regarde comme des restes de cellulose, provenant de la lamelle moyenne située entre les extrémités correspondantes des canaux du crible. De la description que cet auteur donne des bâtonnets calleux, il résulte, en effet, que cette explication est la plus simple et la plus plausible. Mais il faut se rappeler qu'il n'a pas aperçu les vrais pores des cribles, qu'il a pris les plages criblées pour de simples pores relativement très larges et que, par conséquent, il a regardé l'ensemble des bâtonnets calleux d'une plage criblée comme étant un simple bâtonnet calleux relativement très épais. D'après les figures de M. de Janczewski, le bâtonnet calleux mesurerait de 0^{mm},0015 à 0^{mm},0020, tandis qu'en réalité il n'atteint que 0^{mm},0003 à 0^{mm},0010, le plus souvent 0^{mm},0005 à 0^{mm},0008. Le nombre des bâtonnets d'un crible en section médiane serait, d'après M. de Janczewski, de trois à cinq, tandis que je l'ai trouvé de sept à vingt.

Plus les tubes cribreux sont situés vers l'extérieur, à partir du cambium, plus grosses sont les têtes des bâtonnets calleux, jusqu'à ce qu'enfin elles se touchent et se fusionnent latéralement en une masse, qui grossit et recouvre finalement le

(1) Voy. le mémoire inséré au présent volume.

crible en forme d'hémisphère ou de pelote arrondie. Le plus souvent, les pelotes calleuses semblent traversées par des stries sombres, à contours lavés, qui divergent à partir des pores. Je regarde ces stries comme les prolongements de la substance des baguettes situées dans les canaux du crible. Les pelotes calleuses âgées qui approchent de la dissolution finale ou qui sont déjà en voie de résorption présentent, au lieu de cette structure striée, des taches plus sombres irrégulièrement disposées dans une substance fondamentale plus claire. On observe des phénomènes tout semblables dans les épaisses plaques calleuses des cribles âgés des Dicotylédones et des Monocotylédones.

Les mêmes apparences, fournies par les sections transversales des ponctuations calleuses, se retrouvent naturellement sur les sections longitudinales tangentielles; ces dernières apprennent, en outre, comment les cribles sont disposés sur les parois longitudinales des tubes. C'est sur les cribles de la cloison oblique terminale que les pelotes calleuses sont le plus grosses; toutefois, elles ne se développent ici que d'un seul côté, tandis que sur les parois longitudinales il n'est pas rare de voir les cribles munis de chaque côté d'une épaisse pelote arrondie. Les pelotes de deux ou plusieurs cribles voisins confluent assez souvent en une masse unique; mais cette réunion ne s'opère ordinairement qu'à l'intérieur de l'un des tubes en contact. La confluence des pelotes calleuses de tous les cribles d'une cloison terminale oblique en une seule plaque est un phénomène fréquent.

Parfois, mais en somme assez rarement, il se fait des ponctuations criblées dans la paroi par laquelle un tube cribreux touche une cellule de rayon; mais ces cribles ne sont jamais perforés et c'est seulement du côté du tube cribreux que l'on y voit des bâtonnets calleux s'enfoncer jusqu'au milieu de la membrane commune, dans laquelle on n'aperçoit pas de nodules.

Considérons encore les cribles sur la section radiale, où ils se présentent de face. Sur les jeunes tubes cribreux, on voit les

plages du crible couvertes de petites pelotes brunes, dans lesquelles on aperçoit sur un fond clair de petites taches brunes qui sont les sections transversales optiques des bâtonnets calleux. Si les pelotes des plages criblées sont minces, les sections des bâtonnets présentent une netteté extraordinaire. Tout récemment (milieu de février) j'ai pu de nouveau, sur une branche de Pin de huit ans, observer ce phénomène dans toute sa beauté, à l'aide d'un grossissement de sept cents diamètres. La description que M. de Janczewski a donnée des pelotes calleuses vues de face répond à celle qu'il en a tracée sur la section transversale; les pelotes qui recouvrent les diverses plages du crible sont pour lui des masses homogènes, dans lesquelles on n'aperçoit pas les coupes transversales optiques des divers bâtonnets calleux.

Le contenu des tubes cribreux actifs consiste, comme dans les Angiospermes, en une couche protoplasmique pariétale, en une gelée et en un liquide clair; dans ce dernier, sont suspendus une plus ou moins grande quantité de grains d'amidon et une substance floconneuse qui se colore par les réactifs iodés en rouge brique ou en violet brun.

La couche protoplasmique pariétale correspond tout à fait à celle des Angiospermes; par l'emploi de l'alcool et des préparations iodées, elle paraît plus transparente et plus pauvre en granules que celle des cellules du cambium ou du jeune bois. Comme chez les Angiospermes, cette couche pariétale se contracte moins sous l'influence de l'alcool au voisinage des cribles que dans le reste de la paroi.

La gelée ne s'accumule que sur les cribles, où elle forme une couche mince et transparente, que le réactif iodé colore assez fortement en jaune brun.

On y trouve encore des corpuscules arrondis, clairs, incolores, que les réactifs iodés ne colorent qu'en violet rougeâtre ou en violet sombre; ce ne sont pas autre chose, selon moi, que des grains d'amidon.

Les grains d'amidon des tubes cribreux des Angiospermes se distinguent, comme on le sait, parce qu'ils prennent sous

l'influence de l'iode une coloration plus ou moins violette, ou violet rougeâtre. D'après mes observations, ils se colorent toujours d'une nuance plus claire que des grains de même dimension pris dans le parenchyme; tandis que ces derniers, traités par le réactif iodé dont il a été question plus haut, deviennent presque noirs, ceux des tubes cribreux deviennent violets ou violets rougeâtres; et plus ils sont petits, plus ils virent au rouge brique (1). On sait aussi que les grains d'amidon, quand ils sont soumis à l'influence de certains ferments et que l'extraction de la granulose n'a été qu'incomplète, prennent, par l'action de l'iode, une couleur rouge violacé ou brunâtre. Cette même coloration s'observe encore dans les tissus qui produisent périodiquement de l'amidon, à l'époque où cet amidon s'y transforme en d'autres substances. Il est donc permis de supposer que, dans les tubes cribreux, c'est la présence d'un ferment qui influence la coloration des grains d'amidon par l'iode. Quoi qu'il en soit, les grains d'amidon des tubes cribreux paraissent, en comparaison de ceux du parenchyme, pauvres en substance solide et abondamment pourvus d'eau à l'intérieur. C'est ce qu'on observe tout particulièrement dans les tubes cribreux des Conifères; les grains y ont l'air de sphères vides. Après l'action du réactif iodé, les plus gros grains d'amidon sont souvent éclatés, de telle sorte qu'on voit nager dans le liquide soit des fragments irréguliers colorés en violet, soit des corpuscules violets en forme de demi-lune ou de croissant, assez souvent accolés deux par deux par leurs convexités en manière d'X. Je pense que les masses floconneuses colorées en rouge brique, qui ont été signalées plus haut, ne sont pas autre chose que le mince contenu amylacé sorti des grains éclatés.

Tel qu'on vient de le faire connaître, le contenu des tubes cribreux est surtout accumulé aux extrémités pointues. M. de Janczewski n'en a pas fait mention.

(1) Voy. Mohl, *Botanische Zeitung*, 1855, p. 889.

Venons maintenant à étudier le développement des tubes cribreux.

Considérons soit une coupe transversale, soit une section longitudinale radiale, intéressant en même temps le bois, le cambium et l'écorce. Du côté du bois, il y a transition insensible, à la fois sous le rapport de la grandeur de la cavité et de l'épaisseur de la membrane des cellules, depuis le cambium jusqu'aux premiers vaisseaux achevés. Du côté du liber, au contraire, à trois ou quatre assises de la région cambiale, on voit tout à coup une rangée tangentielle de cellules se distinguer, par une cavité beaucoup plus large et une membrane fortement épaissie, des cellules voisines dont la paroi est mince et la cavité étroite. En d'autres termes, la zone d'accroissement passe progressivement au bois adulte, tandis qu'elle est séparée du liber adulte par une limite nettement tranchée. Je ferai remarquer tout de suite que ce même phénomène se retrouve dans tous les végétaux ligneux pourvus d'un anneau de cambium ; il y est seulement moins accusé que chez les Abiétinées, parce que les tubes cribreux y ont des parois moins épaisses. Partout il s'explique par le passage brusque des jeunes cellules libériennes à l'état adulte, résultant d'une très grande rapidité à la fois dans l'agrandissement de leur cavité et dans l'épaississement de leur membrane.

Pendant le repos végétatif, l'anneau de cambium est, comme on le sait, très nettement limité en dedans du côté du bois ; en dehors, il passe au contraire progressivement au liber, parce que les cellules cambiales et les jeunes cellules libériennes formées en automne possèdent des parois, surtout des parois radiales, plus épaisses que dans le reste de la période végétative. En été, c'est l'inverse : la limite est très nette du côté du liber, elle se perd du côté du bois. La chose se voit très clairement dans l'*Anatomie comparée* de M. de Bary, figure 187, p. 477 ; elle y est même un peu plus nettement accusée que dans la nature, parce que les membranes des cellules cambiales et des jeunes cellules libériennes sont dessinées par un trait simple.

Comme l'accroissement de volume et l'épaississement des membranes, la formation des cribles et de leur cal est aussi très rapide, ce qui rend très difficile l'étude du développement des tubes cribreux. On tire profit cependant de la limite nette qui sépare le cambium du liber développé; c'est un point de départ certain pour se diriger dans les séries radiales, soit vers la périphérie, soit vers le centre. Pour abréger, je désignerai les premiers tubes cribreux définitifs à large cavité et à paroi épaisse sous le nom de *cellules limites.*

Considérons d'abord une section longitudinale radiale du Pin, traitée par le réactif iodé. Les séries de ponctuations primordiales qui traversent horizontalement toute la région cambiale se prolongent à droite et à gauche dans le bois et dans le liber. Du côté du liber, les ponctuations s'agrandissent plus vite que du côté du bois. Aux places où la membrane a été débarrassée de son revêtement protoplasmique, on constate, sur les deux à trois cellules situées en dedans des cellules limites, que les ponctuations primordiales incolores sont parsemées de quelques points très fins. Sur les sections transversales ou tangentielles, ces petits points, qui sont le début des plages criblées, s'aperçoivent très difficilement, parce que la membrane de la ponctuation est très tendre et très mince, le plus souvent recouverte de protoplasma; mais sur les sections radiales, c'est-à-dire de face, elles tranchent en sombre ou en clair, et se reconnaissent avec certitude.

Dans la paroi épaissie des cellules limites, la membrane de la ponctuation est, sur la coupe transversale, trois ou quatre fois plus épaisse qu'auparavant, colorée en jaune soufre clair, finement striée en travers, à bord très légèrement crénelé. La lamelle moyenne n'est pas visible dans l'étendue du crible. Les fines stries transverses qui viennent s'ouvrir en dehors dans les crénelures sont évidemment de très étroits canaux, qui paraissent comme gonflés ou remplis par une substance possédant à peu près le même pouvoir réfringent que la membrane. La coloration jaune soufre est très nettement accusée et caractéristique pour cet état. De face, sur la coupe radiale, le

crible arrondi paraît jaune clair et se trouve parsemé de granules jaunes dont le nombre et le groupement correspondent à ceux des pores du crible développé. Il m'est arrivé souvent, surtout sur les tubes cribreux qui suivent les cellules limites, d'observer un groupement très net de ces granules; chaque groupe, composé de quatre à six granules disposés en cercle, ressemblait à une couronne de perles, et le nombre, la grandeur et la disposition de ces couronnes correspondaient exactement aux plages criblées du crible développé.

D'ordinaire, c'est seulement dans le second tube cribreux à partir des cellules limites, rarement dans le premier, que l'on aperçoit les premiers indices du cal; les fines crénelures du bord paraissent d'abord, sur les coupes transversales, remplies par une masse rouge brun, qui s'étend ensuite vers l'intérieur sous forme de stries extrêmement fines, souvent doubles, jusque vers le milieu de la membrane. Dans le tube suivant, on voit que les stries brunes accouplées sont devenues plus épaisses et forment ce que plus haut nous avons décrit sous le nom de bâtonnets calleux; les extrémités élargies, situées dans les crénelures, forment les têtes de ces bâtonnets. A ce moment, ou même dès avant l'apparition du cal, on aperçoit les nodules au milieu de la membrane du crible. Au lieu de se colorer en jaune soufre, la membrane interposée aux bâtonnets calleux prend maintenant une teinte violette ou bleue, mais moins intense que celle de la membrane générale du tube.

Remarquons encore que les divers états que nous venons de décrire se rencontrent souvent côte à côte sur le même tube, ce qui plaide en faveur du développement très rapide des tubes cribreux.

Considérons maintenant les transformations du contenu des éléments cribreux.

Sur les sections tangentielles d'une tige conservée dans l'alcool, si le tube est à l'état où le cal commence à faire son apparition, on voit encore nettement dans chaque cellule un gros noyau, en forme de disque ovale, renfermant deux à huit nucléoles, tandis que la couche pariétale, retirée de la mem-

brane, présente de fortes ondulations en rapport avec les inégalités de la paroi. Les proéminences de la couche protoplasmique, correspondant aux ponctuations de la membrane, sont remplies par un grand nombre de gouttelettes sphériques mucilagineuses qui se colorent, comme les nucléoles et comme le cal, en rouge brun par le réactif iodé. Il n'y a pas encore de grains d'amidon.

Dans les tubes plus jeunes, avant l'épaississement des parois, on trouve dans chaque cellule, comme d'ordinaire dans les cellules cambiales, deux ou trois gros noyaux ovales, disposés au-dessus l'un de l'autre vers le milieu de la cellule. Cet état a déjà été figuré par Schacht (1). Dans les jeunes éléments du bois, il n'y a aussi, en définitive, qu'un seul noyau, qui persiste jusqu'à ce que la paroi de la ponctuation ait acquis toute sa grandeur. Dans les tubes criblés âgés, où les bâtonnets calleux avec leurs têtes sont déjà bien formés, le noyau a disparu et les sphères mucilagineuses ont conflué en une couche de gelée homogène, étendue à la surface du cal. Avec l'âge, les formations calleuses s'étendent de plus en plus, comme il a été dit plus haut, pour disparaître rapidement plus tard, après deux années environ, par une sorte de corrosion, en même temps que le contenu s'évanouit. Pourtant, dans certains tubes cribreux, on voit des masses calleuses plus ou moins inaltérées persister pendant plusieurs années, quelquefois pendant dix ans. En même temps que le contenu disparaît, la membrane des tubes cribreux diminue notablement d'épaisseur, sans doute en perdant de l'eau.

Une étude plus approfondie de la membrane des tubes cribreux, sous le rapport de sa structure et de son accroissement, nous mènerait trop loin : bornons-nous à remarquer que la formation de ce qu'on appelle les couches d'épaississement secondaire et tertiaire provient ici, comme dans les vaisseaux, d'une différenciation interne et non d'une apposition.

Les tubes cribreux des *Abies* (*A. excelsa* et *Pichta*) et *Larix* (*L. sibirica* et *europæa*) se comportent, sous tous les rapports,

(1) Schacht, *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie*, II, pl. V, fig. 7.

comme ceux du *Pinus sylvestris*. Dans le *Larix sibirica*, j'ai trouvé une fois, sur la paroi tangentielle d'un tube cribreux, un crible avec une épaisse pelote calleuse.

Dans les autres Conifères (*Juniperus communis* et *horizontalis*, *Cupressus fastigiata*, *Thuia occidentalis*, *Biota orientalis*, *Taxodium sempervirens*, *Araucaria excelsa*, *Sequoia gigantea*, *Podocarpus latifolia*, *Salisburia adiantifolia*, *Taxus baccata*), dans les Gnétacées (*Ephedra monostachya* et *altissima*) et dans les Cycadées (*Cycas revoluta*, *Ceratozamia mexicana*), les tubes cribreux ressemblent à ceux des Abiétinées, aussi bien sous le rapport des cribles et de leur cal, que sous le rapport du contenu; ils ont seulement les parois plus épaisses. Dans l'*Ephedra monostachya* (l'échantillon provenait du Turkestan), j'ai observé une gelée très abondante, formant un cordon dans l'intérieur du tube. Comme il a été dit plus haut, à l'exception des Cycadées, la subdivision du crible en un certain nombre de plages criblées y est plus prononcée que dans les Abiétinées. Les Cycadées se distinguent d'ailleurs de toutes les autres Gymnospermes en ce que les parois tangentielles y portent aussi des cribles. Dans le *Cycas* (tige âgée), la subdivision du crible est très nette tant qu'il est recouvert de cal, plus tard elle l'est moins; dans le *Ceratozamia* (axe d'inflorescence), elle est toujours fortement accusée, et l'on y voit nettement les nodules au milieu de la membrane. Ces nodules sont plus grands dans l'*Ephedra* et dans toutes les Conifères nommées plus haut, bien qu'ils ne puissent s'apercevoir que sur des sections très minces.

On pourrait être tenté de regarder la subdivision du crible en un certain nombre de plages criblées, comme une particularité caractéristique des Gymnospermes. Cependant, j'ai observé récemment la même disposition parmi les Fougères, chez l'*Alsophila australis*, où les cribles revêtus de cal se montrent nettement partagés en plages criblées comme dans les Conifères; j'ai aperçu aussi le même phénomène parmi les Monocotylédones, dans la racine d'un Palmier (probablement un *Copernicia*).

DICOTYLÉDONES.

Les tubes cribreux des Dicotylédones se ressemblent beaucoup, en somme, sous le rapport de la structure et du contenu; mais, au point de vue des recherches actuelles, ils sont loin cependant d'être aussi uniformes que ceux des Gymnospermes.

En considérant la structure de ces tubes cribreux, il me semble qu'il faut d'abord en distinguer de deux sortes : 1° les tubes cribreux qui ne forment de cribles que sur la cloison terminale plus ou moins oblique et qui ne portent que par exception çà et là un ou deux cribles sur les parois longitudinales; 2° les tubes cribreux dont les parois longitudinales et les cloisons terminales le plus souvent très obliques (comme dans les Gymnospermes) sont également pourvues de cribles.

On sait déjà, par les recherches de Mohl (1), que, dans le Poirier (*Pyrus communis*), les tubes cribreux prismatiques et terminés en ciseau ont, comme chez les Conifères, leurs parois longitudinales radiales pourvues de cribles ovales superposés. Il semble que, dans la famille des Pomacées, les tubes cribreux ont toujours cette structure, car je l'ai observée dans les *Pyrus Malus*, *Sorbus aucuparia* et *Hostii*, *Cratægus coccinea*, *punctata*, *pinnatifida*, *Amelanchier canadensis* et *Eriobotrya japonica;* sur les cloisons terminales fortement obliques, les cribles sont plus grands et plus serrés que dans le reste de l'étendue de la paroi radiale.

Les tubes cribreux du *Magnolia grandiflora* et de l'*Evonymus europæus* se rapprochent beaucoup de ceux des Pomacées, et il en est de même de ceux des *Ribes*, *Malpighia* et *Brexia*. Tous ces tubes se rattachent au second des groupes distingués plus haut.

Les cloisons terminales des tubes cribreux du premier groupe portent d'ordinaire un seul crible quand elles sont peu inclinées, plusieurs quand elles sont fortement obliques; les

(1) Mohl. *loc. cit.*, p. 88, pl. XV, fig. 10 et 11.

parois longitudinales, notamment les tangentielles, y sont toujours (?) munies de plages criblées, plus ou moins grandes et nombreuses.

Lorsque, à l'aide du bleu d'aniline, je fus amené à découvrir le cal dans les tubes criblés des végétaux les plus différents, j'ai malheureusement négligé de porter mon attention sur la présence des plages criblées. Dans mes notes, je trouve l'existence des plages criblées expressément signalée chez un grand nombre des plantes étudiées, tandis que pour d'autres il n'en est pas question. Je n'ai en ce moment ni le loisir, ni les matériaux nécessaires pour réparer cette omission ; mais de ce fait que, depuis le moment où, par l'emploi du réactif iodé, j'ai fait une étude plus approfondie des tubes cribreux, j'ai toujours rencontré des plages criblées, parfois, il est vrai, très petites et très espacées, il m'est permis de conclure que ces corps ne manquent jamais sur les parois longitudinales, notamment sur les tangentielles, des tubes cribreux des Angiospermes. Chez les Pomacées et les Magnoliacées aussi, les parois longitudinales, mais seulement les tangentielles, portent de petites plages criblées.

Dans le liber secondaire des végétaux ligneux, paraissent prédominer les tubes cribreux dont les cloisons terminales sont conformées d'après le type bien connu de la Vigne, c'est-à-dire portent de nombreux cribles sur leur surface fortement inclinée dans le sens du rayon. Il en est ainsi, par exemple, dans toutes les Amentacées étudiées (*Quercus*, *Corylus*, *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Casuarina*), dans les *Tilia*, *Acer*, *Æsculus*, *Euphorbia*, *Prunus*, *Spiræa*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Lonicera*, *Bignonia*, *Olea*, *Syringa*, *Jasminum*, *Phellodendron*, *Astrapæa Wallichii*.

Comme dans la Vigne, on trouve aussi çà et là chez ces plantes, par exemple chez les *Acer*, *Æsculus*, *Prunus*, etc., des cloisons terminales horizontales ou faiblement inclinées avec un seul crible, mais ce n'est qu'une exception. Inversement, on rencontre aussi dans les végétaux sous-ligneux, qui ont d'ordinaire, comme les plantes annuelles, les cloisons termi-

nales plus ou moins obliques munies d'un seul crible, des tubes cribreux pourvus de cloisons à plusieurs cribles, par exemple dans les *Lappa*, *Silphium*, *Nicotiana*, *Hypericum*. Ou bien il se fait aussi çà et là sur les parois longitudinales, comme on le sait pour la Courge, le plus souvent au voisinage de l'insertion de la cloison terminale, des cribles latéraux ayant la même structure que le crible terminal, par exemple dans les *Lappa*, *Silphium*, *Nicotiana*, et, parmi les plantes ligneuses, dans les *Acer*, *Æsculus* et *Prunus*.

Parmi les végétaux ligneux pourvus de tubes criblés dont la cloison transversale plus ou moins inclinée ne porte qu'un seul crible, il nous faut distinguer deux catégories. Tantôt, en effet, la paroi transversale se transforme dans toute son étendue en un large crible, comme dans les *Fraxinus excelsior*, *Ulmus montana*, *Rosa Gmelini*, *Coriaria myrtifolia*, *Ilex aquifolium*, *Ficus macrophylla*, *stipulacea*, *laurifolia*, *Carica*, *Anona Cheirimolia*, *Piper Cubeba*, *Aristolochia Sipho*, *Atragene alpina* et *sibirica*. Tantôt la paroi transversale plus ou moins inclinée ne consacre à la formation du crible qu'une portion de sa surface, tandis que le reste demeure lisse; c'est ce qui a lieu dans les *Rhamnus cathartica*, *Buxus balearica*, *Berberis vulgaris*, *Nandina domestica*, *Philadelphus coronarius*, *Hippophaë rhamnoides*, *Shepherdia canadensis*. Dans les quatre premiers exemples, le crible se trouve à peu près au milieu de la paroi transversale; chez les autres, il est plus rapproché de l'une des extrémités.

Les tubes cribreux des Papilionacées ligneuses qu'on a examinées, telles que les *Cytisus*, *Caragana*, *Edwardsia*, *Halimodendron*, et ceux des Polygonées ligneuses, comme le *Tragopyrum lanceolatum*, forment un type spécial. Leurs éléments sont, comme les cellules du parenchyme libérien, relativement très courts et taillés en pointes, en forme de toit, aux extrémités (1), la plupart du temps de façon que l'une des faces obliques soit plus grande que l'autre; parfois même la plus

(1) Voy de Bary, *loc. cit.*, p. 537, fig. 210.

petite face se trouve presque avortée. La plus grande des deux cloisons terminales porte un crible; parfois, lorsqu'elles sont égales ou presque égales, chacune d'elles forme un crible.

Les plages criblées, qui se distinguent toujours et partout des cribles par des pores plus fins et plus délicats, se montrent dans toute ou presque toute l'étendue des parois tangentielles, plus rarement aussi sur les parois radiales, séparées les unes des autres par des bandelettes saillantes. Celles-ci forment, le plus souvent, un réseau grossier, ou bien elles courent obliquement par rapport à l'axe du tube criblé, tantôt presque parallèles les unes aux autres, tantôt plus ou moins convergentes ou divergentes. Il en est ainsi dans les Amentacées nommées plus haut; il n'est pas rare d'y voir les parois tangentielles recouvertes de plages criblées à pores excessivement fins. Les plages criblées sont moins nombreuses et pareilles au type de la Vigne (1), dans les *Acer* et *Æsculus*. Elles présentent au contraire leur plus grande extension dans le *Fraxinus excelsior*, où elles ne sont séparées l'une de l'autre que par des bandelettes très étroites, à peine saillantes sur la membrane générale. Dans la plupart des autres Dicotylédones, notamment dans les plantes sous-ligneuses, les plages criblées, ordinairement arrondies ou transversalement allongées, de dimension faible et inégale, sont disséminées irrégulièrement sur les parois longitudinales; chez les Papilionacées, le *Corydallis*, l'*Eranthis*, ce sont des taches presque circulaires disposées assez régulièrement en une rangée verticale.

J'ai observé des anastomoses transverses entre les tubes cribreux, au moyen de cellules de parenchyme libérien transformées en éléments cribreux, non seulement chez la Vigne, où elles ont été déjà vues et figurées par M. Wilhelm, mais encore et à plusieurs reprises dans le *Quercus pedunculata*. Dans l'*Æsculus*, j'ai vu des tubes cribreux réunis par des anastomoses transverses à travers un rayon formé de deux rangs de cellules.

(1) Voy. Wilhelm, *loc. cit.*, pl. 4, fig. 27.

D'une façon générale, la forme des tubes cribreux des Dicotylédones est aussi prismatique, avec une différence toutefois, résultant de la formation des cellules compagnes qui manquent dans les Gymnospermes. Quand celles-ci sont découpées dans les flancs du tube cribreux et amincies au sommet, les extrémités de ce dernier sont naturellement plus larges que sa région médiane. Quand elles sont séparées du tube par une cloison parallèle à son axe, le tube a, comme elles, le même diamètre dans toute son étendue. Les tubes cribreux élargis aux extrémités forment souvent des expansions en cul-de-sac, comme on le sait pour la Vigne par les recherches de M. Wilhelm (1). J'en ai observé très souvent de plus grandes dans le Peuplier, le Chêne, le Hêtre, l'Érable et le Marronnier.

Les cellules compagnes, que j'ai rencontrées partout chez les Dicotylédones, sont simples, comme dans les *Tilia*, *Sorbus*, *Prunus*, *Æsculus*, ou cloisonnées en articles égaux, comme dans les Amentacées.

En ce qui concerne la disposition des tubes cribreux dans l'écorce secondaire des végétaux ligneux, remarquons encore qu'il y a deux types principaux à distinguer. Tantôt ils forment, avec leurs cellules compagnes, des zones tangentielles coupées par les rayons libériens et séparées par des zones d'un, deux ou plusieurs rangs de parenchyme libérien (Pomacées). Tantôt les cellules du parenchyme libérien sont disséminées sans ordre parmi les tubes criblés; quelques-unes d'entre elles se différencient alors en cellules cristalligènes, ou bien il se forme un tissu cristalligène spécial disposé en zones tangentielles à travers le liber, disposition nettement accusée dans les Ribésiacées et les Malpighiacées. Chez beaucoup de plantes ligneuses, il s'y ajoute des groupes plus ou moins épais de fibres libériennes, disposées aussi en zones tangentielles entrecoupées par les rayons et dont les éléments périphériques se transforment, comme on le sait, en fibres cloisonnées cristalligènes.

(1) Voy. Wilhelm, *loc. cit.*, pl. 2, fig. 16, 17, 18, et pl. 3, fig. 20, 27.

Dans plusieurs des arbres étudiés, par exemple dans les *Populus tremula* et *laurifolia*, dans les *Salix*, *Sorbus*, *Amelanchier*, *Berberis vulgaris*, j'ai pu constater, sur des branches de deux à douze ans, qu'il se fait presque régulièrement chaque année une de ces zones fibreuses, de telle sorte qu'il y a là un moyen très utile, sinon d'une certitude absolue, d'estimer l'âge des couches libériennes de ces plantes. La chose est moins sûre avec les *Cratægus*, *Rhamnus*, *Caragana*, tout à fait incertaine avec les *Æsculus*, *Prunus*, *Acer*. Le liber secondaire des tiges âgées semble se comporter sous ce rapport comme celui des branches. Pendant la première année, lorsque le faisceau est muni en dehors d'un arc fibreux, le liber secondaire ne forme pas de zone fibreuse. Dans le Tilleul (*Tilia europæa*), il paraît se faire très régulièrement trois zones fibreuses par an, tout au moins dans les branches âgées de trois à douze ans.

Chez les Cupressinées, Séquoiées et Taxodinées, le nombre des assises fibreuses du liber est presque exactement le double de celui des couches annuelles du bois.

Il s'agit maintenant d'étudier de plus près la structure des cribles, des plages criblées et de leur cal, ainsi que celle du contenu des tubes cribreux. Mais auparavant, je dois faire remarquer que le sujet a été si bien approfondi par les belles recherches de M. Wilhelm sur la Vigne et la Courge, qu'il me restera bien peu de chose à ajouter à ce qui est connu.

Je signalerai d'abord, comme un caractère général, l'hétérogénéité de la substance calleuse, accusée par l'intensité différente de la coloration que lui communique le réactif iodé. On la constate avec une netteté particulière dans les coussinets calleux des plages criblées et dans les plaques calleuses des cribles à pores très étroits, aussi bien dans les plantes ligneuses que dans les végétaux herbacés ; on la retrouve aussi dans les plaques calleuses des vieux tubes criblés chez les plantes les plus diverses. Dans les deux premiers cas, on aperçoit, traversant perpendiculairement le crible et ses deux coussinets calleux, des stries ou des baguettes d'un brun sombre,

qui ont leur plus grande intensité au voisinage immédiat du crible. Ce phénomène ne se voit pas avec la même netteté dans tous les coussinets calleux. Dans les plaques calleuses des tubes âgés, les stries sombres ne sont plus visibles ; elles sont remplacées par des taches arrondies qui tranchent en brun foncé sur le ton plus clair de la masse générale ; la chose est très nette, par exemple, dans les vieux tubes cribreux situés à la périphérie du liber secondaire chez les *Cucurbita*, *Archangelica*, *Humulus*, *Lappa*, etc.

Qu'un observateur aussi attentif que M. Wilhelm n'ait pas aperçu ces stries, c'est ce que je crois pouvoir expliquer en supposant que le chlorure de zinc iodé dont il se servait ne renfermait pas assez d'iodure de potassium et surtout pas assez d'iode libre; c'est seulement, en effet, quand le réactif contient beaucoup d'iode, que le phénomène apparaît, mais il se montre aussitôt avec une grande clarté. J'ai observé ces stries avec une netteté particulière dans les coussinets calleux des plages criblées, chez les *Populus*, *Salix*, *Vitis*, *Cucurbita*, dans le cal des cribles des *Sorbus* et *Pyrus*, dans l'état hibernal du cal des jeunes cribles de la Vigne, notamment dans la racine du *Vitis amurensis*, enfin dans toutes les Monocotylédones étudiées, où les coussinets calleux ont un peu plus de grosseur.

Une fois que le cal est entièrement décoloré, ce qui arrive au bout de quelques heures, le plus souvent après vingt-quatre heures, on voit, à la place des bâtonnets bruns, des stries très fines ou des filaments jaune clair, que je suis porté à regarder comme de nature mucilagineuse. J'imagine que l'axe de chaque bâtonnet calleux est traversé par un filament gélatineux, analogue aux filets connectifs de M. Wilhelm. On sait que dans la Vigne et dans la Courge, M. Wilhelm a vu des filaments muqueux traverser les plages criblées; or, précisément dans ces plantes, comme aussi dans le *Sorbus aucuparia*, où l'on voit également des filets gélatineux, il est vrai d'une finesse extrême, la coloration brun sombre des bâtonnets du cal est fortement accusée. Remarquons encore qu'après un long

séjour dans l'alcool, la coloration sombre des bâtonnets n'est plus aussi facile à provoquer. Dans les cas nombreux où, après la décoloration du cal, on n'aperçoit pas nettement de filets mucilagineux, comme chez toutes les Monocotylédones, Gymnospermes et Cryptogames vasculaires, y a-t-il ou non un passage de la gelée à travers le crible? C'est ce qu'il est difficile de décider.

Je dois encore appeler l'attention sur un phénomène qui peut facilement donner lieu à des méprises. Quand on examine de face une plage criblée ou un crible à pores très fins, les pores remplis par le cal apparaissent, suivant la mise au point, tantôt comme des points sombres sur un champ clair, tantôt au contraire comme des points clairs sur un champ sombre.

Ce phénomène, qui se retrouve dans toutes les ponctuations ou petites aspérités d'une surface quelconque, s'explique par une différence de niveau. Ainsi, sur les grandes ponctuations criblées pourvues de cal des *Cucurbita*, *Populus*, *Vitis*, etc., on peut, par une mise au point différente, faire apparaître les bordures des pores tantôt claires, tantôt sombres; les cavités des pores et les portions de cal comprises entre les bordures prennent en même temps une teinte complémentaire. S'il y a des filaments muqueux (filets connectifs), leur coupe transversale optique paraît toujours limitée par un contour très vif; si l'on a mis au point pour la surface du coussinet calleux, on voit, à l'intérieur de chaque bordure calleuse, une sphère jaune, à contour vif, ou un bouton, qui est l'extrémité renflée en tête du filet connectif. Si le crible est un peu oblique, on obtient une image comme celle que M. de Bary a dessinée, fig. 75, p. 186, parce qu'on aperçoit à la fois les filaments et leurs têtes. Ainsi traversé par les filets muqueux, le coussinet ressemble assez à une pelote piquée d'épingles.

Ni dans les plages criblées, ni dans les cribles à pores très fins, je n'ai encore réussi à apercevoir de face les coupes transversales optiques des filets muqueux. Par une mise au point convenable, on voit bien la section transversale des bouchons

calleux beaucoup plus claire au milieu qu'à la périphérie, colorée en jaune ou jaunâtre, mais ce centre clair est dépourvu de contour et va se perdant peu à peu dans le sombre anneau périphérique. Chez les Monocotylédones, même quand les pores sont relativement larges, comme dans le *Smilax excelsa*, même dans la racine du *Pandanus odoratissimus* où ils ne le cèdent pas en largeur à ceux de la Vigne et du Peuplier, j'ai toujours vu aussi le centre jaune clair passer peu à peu, sans limite nette, au sombre anneau périphérique.

De pareilles plages criblées, de pareils cribles doivent-ils être dits ouverts? Qu'ils soient praticables, c'est ce qui ne me paraît pas douteux, surtout si je considère les Gymnospermes. Chez elles, en effet, les bouchons calleux ne sont à aucune époque traversés par des filets gélatineux, comme M. de Janczewski le reconnaît aussi. Cependant il serait absurde d'admettre qu'il n'y a ici aucun passage du contenu d'une cellule à l'autre à travers le crible, parce que ses pores sont bouchés par le cal.

Le sac membraneux que l'on retrouve dans tous les tubes cribreux vivants n'est, au fond, pas autre chose que la couche pariétale du protoplasma, propre à toute cellule vivante qui a achevé son développement; il paraît seulement plus extensible et n'est pas aussi finement granuleux que la couche pariétale ordinaire. Moins nombreux, mais plus gros, ses granules semblent attachés à de très fins filaments muqueux, qui lui donnent souvent un aspect strié en long. Les sacs des cellules voisines communiquent-ils à travers les perforations du crible? A cause de la petitesse des choses, on ne peut l'affirmer avec certitude, excepté pour la Courge. Mais dans cette plante, je suis parvenu à suivre nettement le prolongement du sac protoplasmique d'une cellule à l'autre à travers les canaux du crible de séparation; ici, le sac est très riche en petits granules sphériques, intimement appliqués contre la paroi, et ressemble, en coupe optique, à un collier de perles; j'ai vu clairement ces granules revêtir les canaux, tout au moins ceux de la périphérie. M. Wilhelm avait laissé la question indécise.

Dans les cribles à pores très étroits, une pareille communication entre les sacs protoplasmiques des articles successifs est rendue vraisemblable par ce fait que, dans les préparations macérées, il n'est pas rare de voir les cribles, détachés de la paroi, demeurer retenus au sac par de longues et minces ramifications de ce dernier, qui traversent les trous laissés dans la membrane (*Sorbus aucuparia*, *Prunus Padus*). Dans les *Sorbus* et *Pyrus*, où, comme on l'a vu plus haut, les cribles sont répandus sur toute l'étendue des parois longitudinales, il n'est pas rare de voir, en déchirant le tube avec les aiguilles, deux articles contigus, notablement écartés l'un de l'autre, demeurer réunis par les ramifications de leurs sacs protoplasmiques, de façon à ressembler à deux filaments de Spirogyre en voie de conjugaison. J'ai observé ce même phénomène dans les plages criblées du *Prunus Padus*.

La gelée, c'est-à-dire le protoplasma clair et dépourvu de granules, ne manque probablement jamais aux tubes cribreux, mais c'est seulement chez les Dicotylédones que je l'ai vue former des amas plus ou moins considérables aux extrémités des articles, ou un cordon traversant chaque cellule dans sa longueur; encore y a-t-il ici bien des exceptions. Dans le tiers au moins des Dicotylédones étudiées, il m'a été tout aussi impossible que chez les Monocotylédones et les Cryptogames vasculaires, d'apercevoir des cordons muqueux ou même des amas de gelée au voisinage des cribles. On observe des cordons muqueux ou des sacs gélatineux, tout aussi développés que dans la Courge, dans les *Humulus*, *Tilia*, *Rhamnus*; moins étendus, à peu près comme dans la Vigne, dans les *Æsculus*, *Acer*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Bignonia*, *Atragene*, *Cimicifuga*, *Clematis*, *Datisca*, *Rosa*, *Edwardsia*; moins développés encore, dans les Amentacées, Lonicérées, *Nicotiana* et *Lappa*. Ailleurs, la gelée ne forme pas, autour des cribles, d'amas plus grands que ceux que l'on voit çà et là adhérer au sac; il en est ainsi dans les *Asclepias Cornuti*, *Impatiens noli-tangere*, *Silphium connatum*, *Archangelica decurrens*, *Ligusticum Levisticum*, *Aconitum Napellus*, *Loasa acanthifolia*, *Thunbergia alata*, *Hippuris*, *Cus-*

cuta, *Monotropa*, *Myriophyllum*, *Pinguicula vulgaris*, et dans la plupart des tubes cribreux des *Betula*, *Populus*, *Prunus*, Pomacées, *Evonymus*. Pourtant, il se peut que des recherches plus suivies, répétées souvent sur divers individus de la même espèce et aux diverses époques de l'année, donnent des résultats plus favorables à la présence de grandes masses gélatineuses.

Le cordon gélatineux des tubes cribreux de la Courge durcit sa couche externe en forme d'une délicate membrane plissée. Cette consistance membraneuse n'apparaît aussi nettement que sur les matériaux conservés dans l'alcool. Le cordon muqueux des *Humulus*, *Tilia* et *Rhamnus* possède la même propriété.

Au sujet des filaments muqueux qui traversent les canaux des cribles, ce qu'on appelle les filets connectifs ou les bras du sac, je ne puis que confirmer en tous points les assertions de M. Wilhelm; j'ajouterai seulement qu'il m'est arrivé d'observer dans le Frêne, aussi bien que dans la Courge, les vésicules mucilagineuses emboîtées l'une dans l'autre, que cet auteur a signalées. En outre, je remarque que la nature muqueuse des boutons des filets connectifs se reconnaît nettement sur les préparations faites à l'aide de matériaux desséchés. Dans l'eau, les sections se gonflent et tous les éléments reprennent leur forme primitive, ou peu s'en faut. Les boutons gélatineux ne sont pas visibles, mais de chaque canal s'échappe un filament muqueux très fin, tendu à travers la cavité du tube jusqu'à la paroi opposée. En coupe transversale, on dirait d'une harpe avec ses cordes.

Les tubes cribreux de la plupart des Dicotylédones contiennent de l'amidon, comme l'a montré M. Briosi (1). Pendant la période végétative, l'amidon ne manque que chez un petit nombre de ces plantes; à l'exemple bien connu de la Courge, je puis ajouter le Houblon, le Tilleul et probablement aussi le *Rhamnus cathartica*. L'amidon existant aussi chez les Gym-

(1) *Botanische Zeitung*, 1873.

nospermes, tandis qu'on n'en a observé aucune trace dans les Cryptogames vasculaires, ce corps n'ayant été rencontré jusqu'ici parmi les Monocotylédones que chez les Scitaminées (*Musa*, *Strelitzia* et *Canna*) et dans les racines de quelques Palmiers (*Cocos chilensis* et un *Copernicia* [?]), je me vois amené par mes recherches à admettre que, à un petit nombre d'exceptions près de part et d'autre, *les tubes cribreux des faisceaux ouverts renferment de l'amidon, tandis que ceux des faisceaux fermés n'en contiennent pas.*

Si l'on réfléchit qne les cellules du parenchyme libérien contiennent de l'amidon, et le plus souvent beaucoup d'amidon, pendant la période végétative, on trouvera d'autant plus remarquable que les cellules compagnes en soient dépourvues. Que cette absence soit un fait général, c'est ce que je ne saurais affirmer, parce que j'ai malheureusement négligé de porter toujours mon attention sur ce point. Toujours est-il que, dans la grande majorité des plantes étudiées, les cellules compagnes se sont trouvées dépourvues d'amidon, abondamment munies au contraire de protoplasma; ce dernier s'y présente quelquefois, en particulier dans le *Sorbus*, en masses allongées en cordons, plus longues que les cellules et par conséquent reployées sur elles-mêmes, comme M. Wilhelm l'a représenté planche V, figure 44, pour le cordon muqueux d'un tube cribreux.

Les premières observations sur le développement des tubes cribreux ont été faites, comme il a été dit plus haut, par M. de Janczewski; elles l'avaient conduit à admettre que, chez les Dicotylédones, le crible se forme avant la production du cal. Mais il résulte du dernier mémoire détaillé de l'auteur, que le crible ne prend naissance qu'après l'apparition du cal, lequel provient d'une transformation locale de la cellulose. A cet effet, des verrues calleuses se développent en divers points qui se correspondent exactement des deux côtés de la membrane et, dès que la lamelle moyenne qui les sépare s'est métamorphosée en cal, elles se fusionnent pour former les bouchons calleux qui remplissent les pores du crible; plus tard

ces bouchons sont percés suivant leur axe par les filaments connectifs.

Les premières recherches approfondies sur le développement des tubes cribreux des *Vitis*, *Cucurbita* et *Lagenaria* ont été publiées par M. Wilhelm, dans le mémoire que nous avons bien des fois cité. Les résultats obtenus par cet auteur au sujet du développement du cal et du crible de cellulose sont les mêmes que ceux auxquels M. de Janczewski est parvenu plus tard.

Mes propres recherches sur ce sujet ont été faites en première ligne sur la Courge et le Tremble, puis aussi sur le Chêne, le Marronnier et le Tilleul.

Les changements dans le contenu des tubes cribreux de la Courge, jusqu'à l'apparition du cal, ont été trouvés par moi tels que M. Wilhelm les a décrits ; mais en ce qui concerne la formation du cal, je ne puis plus être tout à fait de son avis et plus j'ai répété mes observations, plus j'ai été fortifié dans l'opinion divergente que je vais émettre.

La portion de membrane qui doit plus tard se transformer en un crible est *déjà ponctuée avant l'apparition du cal;* la substance calleuse se sépare dans ses petites dépressions, mais non par la transformation de la cellulose, comme M. Wilhelm l'a affirmé avec quelques réserves et M. de Janczewski avec une entière certitude.

Il est très difficile d'obtenir dans la Courge des coupes de la cloison transversale avant toute trace d'apparition du cal. On y réussit plus facilement avec le Peuplier et en général avec les plantes ligneuses, au moyen de coupes suffisamment minces pratiquées dans la tige desséchée. Si la Courge ne se prête pas à cette opération, en revanche la grande dimension des tubes y facilite les recherches. Sur des coupes longitudinales radiales bien réussies de Courge, je me suis convaincu avec la plus grande certitude que, dès avant la première apparition du cal, la cloison transversale est ponctuée. C'est surtout vers le bord que les enfoncements ou amincissements de la membrane se voient nettement ; vers le centre, la cloison est un peu

ondulée et la différence d'épaisseur entre les parties épaisses et les parties minces est moins marquée. Dès que le réactif iodé accuse l'apparition du cal, on voit, en des points correspondants des deux côtés de la cloison, de petites bandes brunes, un peu courbes, dont la longueur égale la largeur des ponctuations et qui tournent l'une vers l'autre leurs convexités; entre les deux traits bruns de chaque paire, et séparés d'eux par un contour très vif, se trouve la membrane de cellulose, dont l'épaisseur est un peu moindre que celle des traits bruns. Si une partie de la cloison coupée se trouve inclinée sur l'axe visuel de l'observateur, on voit la membrane couverte de petites plaques, ou mieux de petites écuelles brunes. C'est ce relèvement des bords des petites plaques en forme d'écuelle, qui explique que, vus de face, ces bords paraissent, suivant la mise au point, tantôt plus sombres, tantôt plus clairs que la région médiane.

Dans le Chêne, le Tremble et le Marronnier, où les ponctuations du crible et par suite les petites plaques calleuses sont beaucoup plus étroites que dans la Courge, j'ai observé nettement aussi ces petites plaques brunes creusées en forme d'écuelles, mais je n'ai pas réussi à apercevoir de ponctuations avant leur apparition, sans doute à cause de la petitesse des objets. Dans le Tremble, j'ai pu constater, sur les plages criblées, la même production de petites plaques calleuses que sur les cribles.

M. de Janczewski décrit le cal comme apparaissant sous forme de *mamelons;* on voit, par ce qui précède, que ce terme n'est pas l'expression exacte du phénomène. C'est seulement dans un état plus avancé que le cal prend l'aspect de verrues.

Au moment de leur apparition, les petites plaques calleuses ne sont pas beaucoup plus petites qu'à l'état de complet développement, et leur contour n'est pas rond, mais polygonal. M. Wilhelm les décrit aussi et les figure anguleuses arrondies (pl. IX, fig. 120, et pl. III, fig. 31). Je n'ai pas observé de fusion de plusieurs petites plaques en une seule plus grande.

J'attache de l'importance à la forme polygonale et au contour très vif des petites plaques calleuses, car si le cal provenait d'une métamorphose de la cellulose, il prendrait naissance sous forme de plages arrondies, à contours effacés. En outre il est difficile de comprendre comment la membrane peut se maintenir longtemps avec la même épaisseur, et même s'épaissir encore plus, pendant qu'une partie de sa substance se transforme. A l'époque où chaque petite plaque calleuse est deux fois plus épaisse que la lame de cellulose qui la sépare de sa congénère, cette lame de cellulose n'est pas devenue pour cela plus mince qu'elle n'était au début. Rappelons-nous enfin que les cribles des tubes âgés sont recouverts d'un cal dont le volume peut dépasser plus de cent fois celui du crible (ce qui n'est pas rare dans la Courge et bien d'autres plantes). Est-il croyable que cette masse calleuse se soit formée aux dépens du crible de cellulose, sans que ce dernier ait diminué de volume, bien plus, pendant qu'il s'est notablement accru, car l'épaisseur d'un crible âgé est sensiblement plus grande que celle du crible jeune? Le crible de cellulose est de bonne heure entièrement recouvert de cal; il faudrait donc que de nouvelles molécules de cellulose, formées dans le contenu du tube, traversassent continuellement le cal pour venir accroître la substance du crible et là se transformer ensuite en cal! Ou bien on serait forcé de supposer que la cellulose destinée à se transformer en cal est empruntée aux parois longitudinales du tube d'où elle se rend dans le crible!

Toutes ces difficultés disparaissent, au contraire, et tous les faits s'expliquent aisément, si l'on admet que la substance calleuse est formée par le contenu du tube et déposée par lui sur le crible. Les ponctuations étant formées avant la production du cal, on s'explique la forme polygonale arrondie et le creusement en cuvette des petites plaques calleuses lors de leur première apparition. La séparation très nette entre ces petites plaques et la membrane de cellulose qu'elles recouvrent, la formation ultérieure du cal sur les parties saillantes de la membrane, son accroissement progressif souvent si considé-

rable, tout enfin devient clair, si l'on suppose que le cal s'est déposé sur le crible de cellulose.

Je n'ai pas réussi à observer la dissolution de la lame de cellulose entre les deux petites cuvettes calleuses de chaque paire, ni la formation des filaments connectifs.

Toute coupe transversale ou longitudinale, intéressant à la fois plusieurs couches annuelles de liber, montre que l'épaisseur du cal augmente à mesure que le tube cribreux a fonctionné plus longtemps. On y voit aussi que, vers la fin de la seconde année (à l'exception peut-être du Tilleul), la vitalité des tubes commence à s'éteindre, en même temps que le coussinet calleux se fragmente ou plus rarement se dissout uniformément.

Dans certains tubes appartenant au liber secondaire de la troisième année ou des années suivantes, quelquefois même jusqu'à la dixième année, on rencontre cependant, sur certains cribles, des plaques calleuses les recouvrant en tout ou en partie, et qui diffèrent à peine du cal des tubes de seconde année.

L'accroissement du cal avec l'âge n'est pas le même chez toutes les plantes. Ainsi, il est relativement moindre dans les végétaux ligneux dont les cribles sont traversés toute l'année par des filaments connectifs, comme les *Tilia*, *Rhamnus*, *Rosa*, par exemple, que dans les Conifères, les Amentacées, les *Fraxinus*, *Æsculus*, *Acer*, *Vitis* et beaucoup de plantes sous-ligneuses ou annuelles. Le cal est toujours relativement très épais dans les tubes cribreux du liber primaire et dans les tubes les plus âgés du liber secondaire. Dans la Courge, par exemple, ou dans le Houblon, dans les grandes Ombellifères (*Archangelica*), Renonculacées (*Aconitum*, *Cimicifuga*) et Composées (*Lappa*, *Silphium*), le cal acquiert une épaisseur égale au diamètre du tube, ou même plus grande. La masse de ces gros coussinets calleux n'est pas homogène, car après l'action du réactif iodé elle paraît parsemée de points sombres, tandis que le cal plus jeune présente une striation régulière perpendiculaire à la surface du crible. Les premiers paraissent

avoir perdu pour toujours leur conductibilité, pendant que les seconds conservent la faculté d'être traversés par des filaments connectifs dans la période végétative suivante. La chose est particulièrement nette dans les plantes ligneuses, notamment dans les Amentacées, dans le *Vitis vinifera* et aussi dans la racine du *Vitis amurensis;* mais ici, c'est seulement dans les tubes formés pendant la seconde moitié de la dernière période végétative que le cal présente les stries sombres. Chez les Amentacées, chez les *Acer*, *Æsculus*, *Fraxinus*, le cal des derniers tubes cribreux formés demeure le plus souvent ouvert pendant l'hiver, quoique rarement traversé par des filaments connectifs. La chose est encore plus nette dans l'Orme, et chez un grand nombre de végétaux ligneux les tubes cribreux ont, toute leur vie durant, leurs cribles ouverts et traversés par des filaments connectifs. M. de Janczewski nomme parmi ces derniers : *Aristolochia Sipho*, *Tilia parvifolia*, *Fagus sylvatica*, et *Rosa canina;* je n'ai pas étudié les deux dernières plantes, mais pour les deux premières, je puis confirmer cette observation. J'ajoute, comme se comportant de la même manière, les *Rhamnus cathartica*, *Rosa Gmelini*, *Berberis vulgaris*, *Atragene alpina*, *Hippophae rhamnoides*, *Ilex aquifolium*, *Ficus Carica*, *Coriaria myrtifolia*, *Nerium Oleander*. En outre, toutes les plantes de serre, étudiées au mois de janvier, ont présenté le même phénomène : *Ficus macrophylla*, *Benjamina*, *laurifolia*, *stipulacea*, *Anona Cheirimolia*, *Jasminum simplicifolium*, *Astrapæa Wallichii*.

Dans presque toutes les plantes ligneuses étudiées sous ce rapport, les tubes cribreux des racines se comportent en hiver comme ceux des tiges en été; c'est une observation qui présente un intérêt particulier. Au mois de janvier, dans toute l'étendue de la dernière couche annuelle du liber secondaire, j'ai trouvé les tubes cribreux des racines pourvus de cribles calleux traversés par des filaments connectifs et abondamment pourvus d'amidon, dans les *Populus tremula*, *nigra*, *laurifolia*, *Quercus pedunculata*, *Acer platanoides*, *Æsculus Hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, *Prunus Padus*, *Betula alba*,

Salix capræa, fragili-alba, acutifolia, Phellodendron amurense. A cette même époque, dans la tige de ces mêmes plantes, les derniers tubes cribreux formés étaient seuls ouverts, en partie seulement traversés par des filaments connectifs et totalement dépourvus ou faiblement munis d'amidon. La différence entre les tubes cribreux de la tige et ceux de la racine est particulièrement frappante dans le *Vitis vinifera* (cultivé en serre froide à Dorpat). Dans la tige, tous les cribles terminaux sont fermés et dépourvus de filaments connectifs; dans la racine, ils sont tous ouverts et munis de filaments connectifs. La racine du *Vitis amurensis* (cultivé en pleine terre à Dorpat), au contraire, se comporte tout autrement : tous les cribles y sont fermés comme dans la tige. Dans les plantes où les tubes cribreux de la tige se comportent de la même façon en hiver et en été, ceux de la racine ressemblent en hiver à ceux de la tige; il en est ainsi, par exemple, dans les *Ulmus montana, Tilia parvifolia, Rhamnus cathartica, Rosa Gmelini.*

Les faits qui précèdent conduisent à refuser au cal la fonction qu'on lui a attribuée jusqu'ici, de fermer les cribles au moment du repos végétatif. Là, en effet, où l'on n'observe aucun filament connectif, le cal n'a pas pour cela perdu sa conductibilité, aussi longtemps du moins qu'il se montre traversé par les stries dont il a été question plus haut, stries formées d'une substance différente du cal proprement dit. Aussi loin que portent mes observations, il semble que les filaments connectifs ne peuvent reparaître au retour de la végétation, que dans les cribles dont le cal présente des stries pendant le repos végétatif. Chez les Amentacées, que j'ai étudiées avec plus de soin, on trouvait au mois de juin, au voisinage des tubes cribreux récemment formés, des tubes de l'année précédente dont les cribles étaient recouverts de coussinets calleux épais, dépourvus de stries et imperméables. M. Wilhelm signale aussi qu'au réveil de la végétation, à côté de tubes à cribles ouverts, il n'est pas rare d'en rencontrer qui demeurent fermés. La présence des stries permet de comprendre la réapparition des filaments connectifs; si la structure du cal était homogène, sa

perforation par des canaux lisses après sa fermeture complète serait difficile à concevoir. Considérons, en outre, que chez les Gymnospermes, comme chez les Cryptogames vasculaires, les Monocotylédones et beaucoup de Dicotylédones, à aucune époque on ne voit le cal traversé, du moins avec évidence, par des filaments connectifs, mais bien par des stries. Nous arrivons ainsi à cette conclusion que la substance des stries n'est peut-être qu'une modification particulière de la gelée ou un état de transition vers la substance calleuse.

Dans la mesure où le cal s'épaissit, on voit le contenu gélatineux des tubes cribreux diminuer, jusqu'à disparaître complètement; il en est de même des grains d'amidon, qui persistent pourtant plus longtemps. En outre, il semble exister le plus souvent, entre la gelée et l'amidon, une certaine réciprocité : plus un tube cribreux abonde en gelée, plus il est pauvre en amidon, à l'exception des *Vitis* et *Bignonia*. Pendant le repos végétatif, le cordon gélatineux et, à un plus haut degré, les masses de grains d'amidon sont moindres que durant la période d'activité. La chose est particulièrement nette chez les Amentacées; dans les *Populus laurifolia*, *nigra*, *alba*, les tubes cribreux sont, en été, très riches en grains d'amidon relativement gros; en hiver, ils en sont entièrement dépourvus, et, dans le *Populus tremula*, ils n'en contiennent qu'une très petite quantité. Dans le Chêne, les tubes cribreux les derniers formés à l'automne renferment seuls, en hiver, une petite quantité de grains d'amidon que l'iode colore en violet très pâle. De plus, on ne rencontre en hiver aucune trace d'amidon dans les tubes cribreux des *Atragene alpina* et *sibirica*, *Rhamnus cathartica*, *Berberis vulgaris*, *Hippophae rhamnoides*, *Rosa Gmelini*, *Ilex aquifolium;* en été, au contraire, les tubes de l'*Atragene* sont abondamment pourvus d'amidon ; j'ignore s'il en est de même pour les autres plantes que je viens de nommer.

Tout ce qui a été dit plus haut s'applique aux tubes cribreux de la tige, excepté dans les passages où il a été expressément question de la racine. Les tubes cribreux de la racine, au

moins dans les plantes ligneuses, se comportent comme ceux de la tige, sous le rapport de la structure et du contenu. Au contraire, ceux des feuilles s'en éloignent en ce que leurs cloisons transverses sont horizontales ou très peu inclinées et ne portent qu'un seul crible, même là où, dans la tige, ces cloisons sont fortement obliques et percées de plusieurs cribles; il en est ainsi, par exemple, dans les *Populus, Acer, Æsculus.* Dans la feuille des *Sorbus* et *Eriobotrya*, les cloisons sont peu obliques et munies seulement de deux ou trois petits cribles, tandis que dans la tige de ces mêmes plantes elles sont fortement inclinées et, comme les parois longitudinales, toutes couvertes de cribles. Dans le *Magnolia*, les tubes cribreux des feuilles portent aussi quelques cribles sur leurs faces longitudinales. Si incomplètes que soient ces observations, j'ai cru devoir les signaler, pour exciter de nouvelles recherches sur ce sujet.

Il est très intéressant de remarquer que le cal qui se dépose ainsi sur les cribles des feuilles pendant la période végétative n'est pas redissous à l'automne, mais persiste, au contraire, et se retrouve sans changement dans les feuilles jaunies qui gisent sur le sol; on sait, au contraire, que les substances albuminoïdes et les matières de réserve émigrent de la feuille avant sa chute. Pourtant, comme l'a déjà vu M. Briosi, on trouve de petites quantités de grains d'amidon dans les tubes cribreux des feuilles tombées, mais la proportion en est toujours très faible relativement à ce qu'ils en contenaient pendant l'été.

J'ai constaté jusqu'ici la présence d'un cal inaltéré dans les feuilles fraîchement tombées des *Populus tremula* et *nigra*, *Sorbus aucuparia*, *Æsculus Hippocastanum*, *Fraxinus excelsior*, et *Acer platanoides*.

Comme dans les feuilles, le cal des tubes cribreux demeure inaltéré dans les branches aériennes qui meurent à l'automne (*Aconitum*, *Archangelica*, *Pæonia*), tandis que les substances plastiques et nutritives émigrent jusqu'à leurs dernières traces dans les parties vivaces de la plante. Dans les végétaux annuels,

on n'observe aussi, au moment de la maturité des fruits, aucune diminution dans les plaques calleuses. Enfin, dans les parties âgées du liber secondaire des végétaux ligneux, on voit une partie notable de la substance calleuse persister, des années durant, dans les tubes cribreux morts. De tout cela, il résulte la preuve que le cal n'est pas une matière de réserve, comme je l'avais admis naguère avec M. Wilhelm.

MONOCOTYLÉDONES.

De ce qui en a été dit plus haut, on peut déjà conclure que les tubes cribreux des Monocotylédones ressemblent à ceux des Dicotylédones, sous le rapport de la structure et du contenu; ils nous offrent pourtant aussi quelques différences. N'ayant pas suivi le développement de ces tubes, je ne puis pas encore décider si les cellules étroites et longues qui les séparent, et qui sont notamment disposées avec régularité dans les Cypéracées et les Graminées, en dérivent comme les cellules compagnes dans les Dicotylédones. D'après M. de Janczewski, elles sont des cellules filles des tubes cribreux.

Outre les cribles disposés sur les faces transverses, tantôt horizontales, tantôt plus ou moins fortement inclinées, on y observe aussi, sur les faces longitudinales, des plages criblées, parfois en très grand nombre, comme dans le *Cyperus Papyrus* et beaucoup de Palmiers.

Quand elles sont horizontales, les cloisons transverses sont toujours occupées par un seul crible; quand elles sont fortement inclinées, elles en portent un grand nombre, non pas en forme de carré ou de rectangle arrondi, comme chez les Dicotylédones, mais le plus souvent triangulaires ou irrégulièrement polygonaux, comme dans les Fougères, notamment dans le *Pteris aquilina*. Il en est ainsi, en particulier, dans les Smilacées, où les cribles sont séparés les uns des autres par des rubans épaissis de la membrane.

En comparaison des Dicotylédones et des Gymnospermes, la formation du cal se montre ici plus faible, souvent même

très faible. Sur les plages criblées, les coussinets calleux sont relativement plus épais que sur les cribles. Je n'ai jamais aperçu avec évidence une perforation nette du cal par des filaments connectifs; au contraire, j'ai observé les stries du cal sur les cribles de tous les tubes cribreux en voie de fonctionnement; sur les petits coussinets des plages criblées, elles ne sont que rarement visibles. Je ne puis décider si les stries de la masse calleuse, signalées et dessinées par M. de Janczewski, sont identiques à celles dont il est ici question.

Je n'ai jamais trouvé, aux extrémités des articles des tubes, ni amas de gelée, ni cordons muqueux, ni grains d'amidon, excepté dans les Scitaminées, où il y en a d'extrêmement petits; dans la racine d'un *Copernicia* (?), ils sont relativement gros; dans celle du *Cocos chilensis*, ils ont une dimension moindre. Le contenu des tubes se distingue ici le plus souvent par la présence de nombreuses petites sphères brillantes, colorées en jaune ou en jaune brun par le réactif iodé, fortement adhérentes au sac protoplasmique dans le voisinage des cribles et des plages criblées. Les minces plaques calleuses des cribles sont souvent toutes couvertes de ces sphérules, et il semble alors qu'elles soient traversées par des filaments connectifs renflés en têtes : d'ailleurs, la mise en évidence des filaments connectifs, quand le crible est percé de pores très fins, étant un des problèmes les plus difficiles de l'anatomie microscopique, il est facile de s'y méprendre. Pour le *Phragmites communis* et le *Typha latifolia* (rhizome), M. de Janczewski dit les cribles traversés par des filaments connectifs. Les figures relatives au *Typha* montrent nettement les filaments connectifs; mais je n'en vois pas dans celles qui ont pour sujet le *Phragmites*. De ces deux plantes, je n'ai étudié que le *Typha* pendant l'été, mais je n'ai pas réussi à y apercevoir avec certitude des filaments connectifs.

C'est chez les Cypéracées, notamment dans le rhizome, qu'on observe le cal le plus épais, tandis que le plus mince se rencontre chez les Orchidées (racines de *Vanda*, *Aerides*, *Vanilla*) et chez les Liliacées arborescentes (*Yucca aloifolia*, *Dra-*

cæna Draco). Outre les plantes citées plus haut, ont été étudiées : pour la tige, les *Smilax excelsa*, *Asparagus dauricus*, *Lilium bulbiferum*, *Veratrum nigrum*, *Cyperus Papyrus*, *Scirpus lacustris*, *Zea Mays*, *Strelitzia augusta*, *Musa superba*, *Colocasia antiquorum*, *Philodendron pertusum*, *Canna indica;* pour le pétiole, le *Latania borbonica;* pour la racine, les *Roxburghia*, *Latania borbonica*, *Phœnix leonensis* et *sylvestris*, *Astrocaryum mexicanum*, *Areca lutescens*, *Copernicia moringeana*, *Cocos chilensis*, *Chamærops excelsa*, *Sabal Blackburnei*, *Phytelephas macrocarpa*, *Carludovica palmata*, *plicata*, *atroviridis*, *Cyclanthus bipartitus*, *Pandanus odoratissimus*.

CRYPTOGAMES VASCULAIRES.

D'après les recherches de M. de Janczewski, les tubes cribreux des Cryptogames vasculaires différeraient de ceux des Phanérogames par leurs contours, la fermeture constante des pores des cribles et l'absence du cal. Seul, le *Pteris aquilina* ferait exception sous ce dernier rapport. Pour moi, je ne trouve de différence tranchée à aucun de ces trois points de vue.

En ce qui concerne le contenu, les petites sphérules brillantes qui se trouvent partout ici en grand nombre existent aussi, on l'a vu, chez les Monocotylédones, quoique avec moins de généralité. Le cal, je l'ai rencontré partout dans les Cryptogames vasculaires, développé de la même manière que chez les Phanérogames, souvent en forme de bâtonnets traversant la membrane du crible; les Marattiacées et les Ophioglossées n'en ont pourtant que de faibles traces. J'en conclus que les pores des cribles sont réellement perforés, tout au moins dans les Cyathéacées, Polypodiacées, Osmondacées, Équisétacées et *Lycopodium*. Faute de temps et aussi de matériaux convenables, mes recherches sur les tubes cribreux des Cryptogames vasculaires n'ont pu encore s'étendre à tous les genres. J'ai commencé par chercher à connaître la structure des cribles et de leur cal, ainsi que les caractères du contenu de ces tubes, dans un certain nombre de représentants de cette classe,

choisis parmi ceux qui diffèrent le plus possible les uns des autres.

D'une façon générale, les tubes cribreux des Cryptogames vasculaires, et en particulier ceux des Prêles, offrent la plus grande ressemblance avec ceux des Monocotylédones.

Dans les *Equisetum arvense* et *sylvaticum*, les extrémités un peu élargies des articles du tube sont munies de cloisons presque horizontales, portant un seul crible, tandis que les parois longitudinales offrent un grand nombre de petites plages criblées arrondies, dont les coussinets calleux sont relativement très épais. Le cal de la cloison transversale ne prend que rarement la forme d'une plaque continue ; le plus souvent, on distingue seulement des bâtonnets calleux traversant la membrane et aux extrémités desquels se trouvent appliquées autant de sphérules brillantes. Les tubes cribreux les plus externes (protophloème) ont le cal particulièrement développé.

Dans les autres Cryptogames vasculaires étudiées, on n'a pu constater de différence entre cribles et plages criblées. Dans l'*Isoetes*, on n'a jamais observé de ponctuations criblées ; mais certains éléments, dans le rhizome et dans les feuilles, offrent dans leur membrane une substance qui prend par le réactif iodé et par le bleu d'aniline la coloration caractéristique de la matière calleuse. Par leur position, ces éléments correspondent aux tubes cribreux et je les ai déjà, dans un travail antérieur, regardés comme les équivalents de ces tubes.

Dans les Fougères et les Lycopodiacées, les tubes cribreux sont le plus souvent prismatiques et coupés par des cloisons transverses fortement obliques ; ces dernières sont munies de cribles plus nombreux et plus grands que les parois longitudinales. Quand la membrane du tube est relativement épaisse, comme dans les *Pteris aquilina*, *Alsophila australis*, *Lycopodium Chamæcyparissus*, *Marsilia Drummondii*, elle s'amincit brusquement au pourtour des cribles ; si les cribles sont fort rapprochés, la membrane forme alors entre eux une bandelette relativement haute. Dans la membrane commune aux deux cribles, on distingue au moins trois couches, dont la mé-

diane se colore par le réactif iodé, d'abord en jaune, puis en violet brun; il en a cinq dans le *Marsilia*.

Chez la plupart des Polypodiacées étudiées, la membrane des tubes cribreux est très mince et munie de cribles rares et très petits; il en est ainsi, par exemple, dans les *Athyrium filix-femina*, *Aspidium filix-mas* et *spinolusum*. La formation du cal est partout relativement faible; c'est chez l'*Alsophila australis* que je l'ai vue le plus développée; elle s'y présente sous forme de coussinets très nets. Ailleurs, elle se réduit à des bâtonnets calleux et à un dépôt très mince qui s'étend en forme d'anneau tout autour des extrémités des bâtonnets; il faut en excepter pourtant les tubes cribreux les premiers formés (protophloème), qui possèdent partout des coussinets calleux, très petits, il est vrai, mais très nets.

Aux extrémités des bâtonnets calleux, on aperçoit d'ordinaire de petites sphérules brillantes, colorées en jaune brun ou en brun sombre par le réactif iodé; on voit aussi de ces globules adhérer en grand nombre au sac protoplasmique, dans les places où la membrane est dépourvue de ponctuations criblées.

Dans la figure 79, page 189, de l'ouvrage de M. de Bary, les bâtonnets calleux sont dessinés par de petits traits traversant la membrane de la ponctuation, tandis que les petites têtes qui terminent ces traits représentent les petites sphérules brillantes en question. Par l'action du réactif iodé, les bâtonnets calleux se montrent beaucoup plus gros que les stries de cette figure. M. de Janczewski n'a vu de bâtonnets calleux ni chez les Polypodiacées, ni chez aucune autre Cryptogame vasculaire; je crois pouvoir me l'expliquer en supposant que la dissolution de chlorure de zinc iodé employée par lui était trop concentrée, c'est-à-dire renfermait trop peu d'iode libre.

Après beaucoup de peines inutiles, j'ai réussi à apercevoir aussi des bâtonnets calleux chez les *Lycopodium annotinum* et *Chamæcyparissus*, et cela avec la plus grande netteté, tant sur les coupes longitudinales que sur les sections transversales. Ils sont très serrés dans toute l'étendue des cloisons terminales

obliques. Je suis parvenu aussi à les mettre en évidence par l'emploi du bleu d'aniline.

Parmi les Marattiacées, je n'ai pu jusqu'ici étudier que des fragments de pétiole d'*Angiopteris evecta*, conservés dans l'alcool. Sur les parois longitudinales des larges éléments prismatiques à parois minces, qui occupent la périphérie des faisceaux libéroligneux, on voit de très grandes ponctuations arrondies ou ovales, sur lesquelles je ne suis pas parvenu à distinguer nettement des cribles ; cependant, comme elles se colorent en jaune soufre par le réactif iodé, à la manière des jeunes cribles des Conifères, et que çà et là on y aperçoit de petites taches brunes que l'on peut regarder comme calleuses, je ne crois pas me tromper en considérant ces éléments comme des tubes cribreux. Il est nécessaire toutefois de reprendre ces recherches avec des matériaux convenables.

Chez les Ophioglossées (*Botrychium Lunaria* et *rutæfolium*), les tubes cribreux sont entrecoupés, comme dans les Polypodiacées, par des cloisons fortement obliques, qui portent un petit nombre de très petites ponctuations criblées, difficiles à voir, et munies d'un cal extrêmement mince. Les petites sphères brillantes y sont extraordinairement nombreuses, et grâce à elles, on reconnaît facilement les tubes cribreux, même sur les coupes transversales. Les premiers éléments formés du liber (protophloème) sont précisément des tubes cribreux.

CONCLUSIONS.

Résumons brièvement les résultats que nous venons d'exposer au sujet de la structure et du développement des tubes cribreux.

Dans toutes les plantes vasculaires étudiées à ce point de vue, les tubes cribreux offrent une surprenante unité, exprimée surtout par la présence du cal. La ponctuation criblée peut manquer, semble-t-il, dans les *Isoetes* et peut-être aussi chez les Marattiacées ; d'autre part, elle n'est pas exclusive aux

tubes cribreux, puisqu'on la rencontre aussi dans le parenchyme du liber secondaire.

Dans un grand nombre de cas, on ne peut décider avec certitude si les ponctuations du crible, simple ou composé de plages criblées, sont réellement perforées. Lorsque le crible est traversé par des bâtonnets calleux ou par des stries calleuses, et surtout par des filaments connectifs, il ne peut rester aucun doute sur sa perforation. La seule présence du cal sur un crible ne suffit pas à en prouver la perforation, car le cal précède certainement la perforation de la membrane; d'autre part, chez les Conifères, les ponctuations criblées qui se développent entre les tubes cribreux et les cellules des rayons médullaires ne sont pourvues de bâtonnets calleux que du côté des tubes; elles demeurent fermées et sans aucune trace de cal du côté des rayons médullaires.

La première apparition du cal, son développement, son accumulation ultérieure, sa disparition finale, tout enfin empêche de voir en lui un produit de transformation de la cellulose. Au contraire, tous les faits observés portent à admettre qu'il se sépare du contenu des tubes cribreux pendant le cours de leur vie spécifique et qu'il se dépose autour des points de communication des articles, c'est-à-dire sur les cribles, simples ou composés. Plus cette communication est abondante et plus longtemps elle dure, plus le cal s'accumule et grossit (tout au moins dans les tubes cribreux des faisceaux ouverts), jusqu'à ce que la destruction de ses stries rende le crible imperméable et mette fin à la fonction du tube cribreux. Aussi longtemps que les stries du cal demeurent apparentes, il est probable que la communication se maintient, ou du moins qu'elle peut se rétablir de nouveau par la formation de filets muqueux (filaments connectifs).

Chez les Gymnospermes et les Cryptogames vasculaires, on n'observe à aucune époque de filaments connectifs traversant les bâtonnets du cal, bien qu'ici il y ait partout une communication certaine entre les articles successifs des tubes cribreux. Je regarde donc comme plus que probable que, partout où il y

a des stries traversant les bâtonnets du cal ou les coussinets calleux, la fonction spécifique des tubes cribreux n'est pas interrompue.

Si l'on considère le grand nombre de plantes où les cribles sont, hiver comme été, traversés par des filets gélatineux, et le grand nombre de celles où, à aucune époque, on n'observe de filaments connectifs, on doit renoncer à l'idée que la fonction du cal est de boucher les pores des cribles pendant le repos végétatif.

Dans les tubes cribreux des faisceaux fermés, surtout dans les organes de longue durée, il se dépose beaucoup moins de cal que dans ceux des faisceaux ouverts, qui s'épaississent à l'aide d'un cambium. Cette différence est en rapport avec une différence dans la nature du contenu et dans la durée de l'activité des tubes cribreux. Tandis que, chez les Gymnospermes et les Dicotylédones, l'activité des tubes cribreux dépasse rarement deux années, chez les Monocotylédones et les Cryptogames vasculaires, elle dure aussi longtemps que l'organe lui-même. La tige d'*Alsophila*, que j'ai pu étudier, comptait au moins vingt ans et cependant, à la base de cette tige, tous les tubes cribreux se montraient encore en pleine activité. Le cal y était, il est vrai, plus épais que dans toutes les autres Fougères examinées, quoique mince en comparaison des Dicotylédones et des Gymnospermes. Pour les Monocotylédones, j'ai étudié une tige de *Yucca aloifolia* d'environ quinze ans et une tige de *Dracæna Draco* d'au moins vingt ans. Dans le *Yucca*, les tubes cribreux de tous les faisceaux libéroligneux, même des plus internes, étaient en activité et avaient leurs cribles recouverts de cal, mais celui-ci n'était pas plus épais dans les tubes les plus âgés que dans les plus jeunes. Dans le *Dracæna*, le cal était très peu abondant et une grande partie des tubes cribreux les plus âgés s'en montraient complètement dépourvus. La plante était d'ailleurs malade depuis un an et en train de mourir.

Le cal n'est pas une substance de réserve, car, chez les Gymnospermes et les Dicotylédones, il persiste assez souvent

sans altération, des années durant, dans les tubes cribreux morts, et on le retrouve sans changement dans les feuilles tombées à l'automne, ainsi que dans les branches aériennes qui meurent en hiver. Sous ce rapport, le cal se comporte comme un produit de sécrétion, d'élimination; c'est aussi, comme on le sait, à cette manière de voir que conduit l'étude du développement.

Je ne crois pas qu'on puisse alléguer comme une objection sérieuse ce fait, que la substance du cal offre quelquefois une structure très nette, par exemple une stratification dans la Vigne et le Tremble, ou une striation radiale dans le Frêne, ou une disposition rayonnante en forme de sphéro-cristal dans l'*Abies Pichta*.

A quel groupe de combinaisons organiques faut-il rattacher la substance du cal? C'est ce qu'il est pour le moment impossible de décider. Par la manière dont elle se comporte vis-à-vis des réactifs iodés et du bleu d'aniline, c'est des substances albuminoïdes et notamment de la nucléine que le cal se rapproche le plus. Les hydrates de carbone solides, comme la cellulose et l'amidon, ainsi que les membranes gélifiées, se comportent tout autrement vis-à-vis de ces réactifs.

En ce qui concerne le contenu, tous les tubes cribreux se ressemblent, au moins pour le sac protoplasmique et pour le liquide aqueux. La gelée, qui n'est sans doute qu'un protoplasma dépourvu de granules, n'existe en grande quantité que chez les Dicotylédones; on n'observe pas de cordons gélatineux chez les Monocotylédones et les Cryptogames vasculaires; quelques Monocotylédones seulement offrent de petits amas de gelée dans leurs tubes cribreux. Au contraire, ces deux classes de plantes vasculaires se distinguent par la présence abondante, dans leurs tubes cribreux, de sphérules brillantes, plus ou moins grosses, qui sont aussi une matière albuminoïde. On a observé également ces sphérules dans les faisceaux fermés de l'*Hippuris vulgaris*.

Pour ce qui est de l'amidon, s'il manque très rarement dans les tubes cribreux des faisceaux ouverts, il se rencontre, au

contraire, très rarement dans ceux des faisceaux fermés. Partout, le diamètre des grains est plus grand que la largeur des canaux revêtus par le cal, ce qui rend impossible le passage des grains d'un article à l'autre pendant la durée d'activité du tube. La couleur violet rougeâtre, ou rouge brique, que prennent les grains d'amidon par les réactifs iodés, atteste d'ailleurs la présence d'une diastase dans le contenu des tubes cribreux.

ORIGINE ET INSERTION

DES

RACINES ADVENTIVES

ET MODIFICATIONS CORRÉLATIVES DE LA TIGE CHEZ LES

MONOCOTYLÉDONES

Par L. MANGIN
Agrégé des Sciences naturelles, professeur au lycée Louis-le-Grand.

INTRODUCTION.

Le présent travail a pour objet l'étude de l'origine des racines adventives chez les Monocotylédones, et des modifications corrélatives de la présence de ces organes dans la morphologie interne de la tige.

Les nombreuses et remarquables recherches publiées en France et à l'étranger, depuis quarante ans, sur l'anatomie des Monocotylédones, ont laissé sans solution précise cette partie de l'histoire des Plantes. L'attention des botanistes, attirée surtout par les relations vasculaires de la tige et des feuilles, par le mode de croissance de la tige dans les plantes vasculaires, fut détournée de l'observation des racines adventives et de leur évolution. Aussi, à part le mémoire déjà ancien de M. Trécul et les travaux récents de MM. Falkenberg et de Bary, nous ne possédons, pour l'étude de ces organes, que des documents incomplets portant sur des faits isolés, documents souvent contradictoires.

La propriété générale que possède la tige, chez les Monocotylédones, de développer normalement des racines adventives, destinées à remplacer la racine principale et son système ramifié dont l'existence est éphémère, était cependant connue, et méritait de fixer l'attention des anatomistes.

Je me suis proposé d'apporter quelque lumière dans cette

partie encore obscure de la morphologie générale des Monocotylédones.

Les recherches que je vais exposer sont le développement d'une note présentée à l'Académie des sciences, en 1880, et dans laquelle j'énonçais les résultats obtenus.

J'ignorais à ce moment l'existence du mémoire de M. Falkenberg qui enlève à quelques-uns des faits que j'avais présentés comme nouveaux leur originalité. J'ai pris connaissance de cet excellent travail, et sa lecture m'ayant révélé des contradictions avec les faits établis par les botanistes contemporains ou antérieurs, je me suis cru autorisé à continuer l'étude que je m'étais imposée, en l'étendant à un très grand nombre de plantes.

Les observations anatomiques consignées dans ce mémoire comportent : 1° l'examen des tissus des plantes à l'état adulte; 2° l'étude du développement de ces tissus aux dépens du point végétatif; 3° enfin le développement des plantules issues de la germination des graines.

Pour réaliser cette triple étude, j'ai employé le procédé des coupes pratiquées, au sein des organes soumis à l'examen, dans les directions les plus convenables. Cette méthode des « coupes en long et en travers » a été critiquée, il est vrai, mais on n'a pas, que je sache, proposé d'autre moyen pour étudier la structure interne des organes.

A l'observation des coupes, j'ai joint des préparations obtenues par dissection et par macération, en utilisant la résistance variable des tissus aux agents chimiques (alcalis, acides) ou aux agents de putréfaction (Bactéries). J'ai pu isoler ainsi des régions souvent étendues du système fasciculaire. Enfin, j'ai employé presque toujours, concurremment avec ces deux procédés, les réactifs colorants, tantôt pour séparer les divers tissus, tantôt pour colorer le protoplasma et saisir ainsi plus nettement les manifestations de son activité.

HISTORIQUE.

Le développement des racines adventives chez les Monocotylédones et l'étude de leurs relations avec la tige n'ont pas fait jusqu'ici l'objet de recherches nombreuses. Aussi, aurais-je pu réduire la partie historique de ce travail, si je n'avais jugé utile de donner une revue rapide des opinions qui ont été successivement émises sur la morphologie interne des Monocotylédones. Cette revue, nécessitée par les modifications importantes qu'on observe dans la tige lorsqu'elle développe des racines adventives, me permettra de signaler les faits anatomiques relatifs au sujet plus spécial de ce travail.

Sans remonter jusqu'au moment où Gaudichaud et Dupetit-Thouars affirmaient dans leurs travaux la théorie du phyton, je partirai de l'époque où la théorie de l'endogénie, créée par Daubenton et Desfontaines, fut définitivement renversée, vers 1840, par les travaux publiés en France et à l'étranger.

Le premier mémoire, tout spécial, que j'ai à examiner est celui où M. Trécul a consigné ses résultats sur l'origine des racines (1).

Après un court exposé historique, l'auteur étudie le développement de ces organes chez quelques Phanérogames. Il voit les racines apparaître à la surface du corps central sous la forme d'un petit mamelon cellulaire « d'un tissu si délicat qu'elles n'offrent pas encore d'organisation bien distincte ». Un peu plus tard, ce mamelon se différencie en trois régions : corps central, écorce et coiffe. Les racines commencent, suivant l'auteur, leur évolution, tantôt sur un faisceau horizontal (*Tradescantia*), ou sur les mailles d'un réseau fibro-vasculaire enveloppant la tige (*Iris germanica*), tantôt enfin à la surface du corps ligneux de celle-ci (*Pothos*, Seigle, Avoine). M. Trécul, n'ayant pas étudié la première ébauche des

(1) Trécul, *Sur l'origine des racines* (*Ann. sc. nat.*, t. VI, 3e série, 1846).

racines, n'a pas vu que les faisceaux sur lesquels elles se développent, constituent un système particulier dont l'évolution est plus tardive et qui les unit aux faisceaux communs de la tige.

Après avoir signalé l'existence normale de racines rudimentaires latentes dans certaines plantes, l'auteur affirme « que les faisceaux des racines adventives naissent au contact du système fibro-vasculaire de la tige et s'introduisent ensuite dans le rudiment de racine. Il n'a jamais vu, dans les plantes observées par lui, les vaisseaux naître dans la racine et se diriger plus tard vers les faisceaux de la tige pour se mettre en communication avec eux ».

Dans le remarquable mémoire sur l'anatomie des Palmiers, où Mohl (1) établit le type auquel on ramène encore aujourd'hui le plus grand nombre des Monocotylédones, on trouve, au sujet du développement des racines adventives, des idées différentes. Ces organes naissent, d'après Mohl, à la surface de la couche fibreuse du corps central de la tige, où ils constituent « une formation indépendante possédant un système particulier de faisceaux vasculaires, qui non seulement s'allongent vers l'extérieur sous le sommet de la racine, mais encore, par leur extrémité tournée vers la tige, croissent vers le centre de celle-ci à partir de la masse de tissu constituant l'ébauche du bourgeon radiculaire, forment un plexus avec les faisceaux de la tige et s'appliquent sur eux ». « Cette indépendance n'est pas douteuse, puisqu'à l'origine les faisceaux vasculaires de la racine sont entièrement séparés de ceux de la tige. »

On le voit, les affirmations de Mohl (2) sont exactement l'opposé de celles que M. Trécul publia quelques années après. L'auteur ajoute que plus tard, quand la différenciation des

(1) Mohl und Martius, *De Palmarum structura*. Monachii, 1831. H. von Mohl, *Vermischte Schriften*, Tübingue, 1845.
(2) *Vermischte Schriften*, p. 172.

tissus est terminée, les faisceaux de la racine contractent d'étroites connexions avec ceux de la tige (1), ceux de la périphérie s'élargissent en rayonnant à la surface du corps central de la tige, tandis que ceux du centre s'insinuent entre les faisceaux communs et pénètrent plus ou moins profondément dans la tige. Jamais Mohl n'a vu les faisceaux de la racine se transformer en faisceaux communs, et il a toujours rencontré, au lieu d'insertion de celle-ci, des groupes de vaisseaux courts, anastomosés en réseau, servant de lien entre le système vasculaire de la racine et celui de la tige.

L'auteur insiste sur l'indépendance de ces deux systèmes, malgré l'opinion de Mirbel (2) qui avait constaté, dans le *Phœnix dactylifera*, une pénétration plus profonde des faisceaux de la racine, et supposait même que quelques-uns d'entre eux, s'étendant très loin vers le sommet de la tige, contribuaient à former le système vasculaire des feuilles.

Meneghini (3) confirme les idées de Mohl concernant les tiges des Palmiers, car il annonce que si les faisceaux de la racine passent immédiatement dans la feuille chez un jeune *Chamærops*, les rapports sont tout autres chez une tige âgée, où la plupart des faisceaux de la racine se perdent dans la couche ligneuse extérieure ; quelques-uns seulement courent plus ou moins loin sous l'écorce. Chez d'autres Monocotylédones arborescentes, Meneghini trouva des rapports différents : quand les racines sont jeunes, leurs faisceaux s'étalent en forme d'étoile sur le corps ligneux; quand elles sont âgées, ils pénètrent plus ou moins dans le corps central.

Ces relations, que Meneghini veut attribuer aux changements survenus dans la circulation de la sève, seraient plus exactement expliquées par le développement continu de nouvelles couches ligneuses qui laisseraient en dedans d'elles les premières racines développées.

(1) *De Palmarum struct.*, fig. 3, pl. 2, *Cocos flexuosa*.

(2) *Comptes rendus*, 1843, t. I, p. 1209.

(3) G. Meneghini, *Ricerche sulla struttura del caule nelle piante Monocotiledoni*. Padoue, 1836.

Quant à la couche fibreuse des Palmiers qui sert de limite au corps central, Mohl montre qu'elle est formée par l'ensemble des terminaisons inférieures des faisceaux des traces foliaires, faisceaux réduits alors à un groupe de cellules allongées à parois épaissies formant le liber dur. Dans sa comparaison de la tige des Palmiers à celle des Monocotylédones arborescentes, Mohl distingue, dans la tige du *Dracæna*, « deux zones de tissu, une zone intérieure sorte de moelle molle qui ne grossit pas avec l'âge de la plante, pendant que la zone extérieure forme une masse compacte et croît plus ou moins avec l'âge. Cette couche extérieure compacte correspond à la couche fibreuse des Palmiers. Au sommet de la tige, on n'en trouve aucune trace, puisqu'elle représente les extrémités inférieures des faisceaux vasculaires destinés aux feuilles ».

Ainsi, Mohl admet l'existence d'un accroissement en épaisseur chez les Palmiers et chez les *Dracæna*; cet accroissement, faible chez les Palmiers à cause de l'exiguïté des faisceaux qui s'y forment, est bien plus important chez les *Dracæna*.

Après avoir supposé d'abord que les faisceaux des feuilles descendaient tous jusqu'à la base du stipe, Mohl, sur les critiques très fondées de Mirbel, abandonne cette idée; mais il ne fait pas connaître son opinion sur le mode de terminaison des faisceaux communs.

A l'époque où parurent les travaux de Mohl, Unger (1) publiait ses recherches sur la structure et l'accroissement des Aloïnées.

Les conclusions qu'il formule relativement à l'origine des faisceaux extérieurs du corps central des Aloïnées, et au mode d'accroissement de ces plantes, sont semblables à celles de Mohl.

Avec ce dernier observateur, Unger s'élève contre l'assimilation du tissu lignifié qui limite extérieurement le corps cen-

(1) Unger, *Uber den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonenstammes*. Saint-Pétersbourg, 1840.

tral de certaines Smilacées (*Smilax*, *Ruscus racemosus*) au corps ligneux à développement continu des Aloïnées et des Palmiers. Cette assimilation fut tentée par Mirbel (1) qui figura, pour rendre plus frappante la similitude de structure, des coupes de *Dracœna reflexa* et de *Smilax horrida*.

Suivant Unger (2) et Mohl (3), le corps ligneux des *Smilax* est formé par l'épaississement et la lignification des cellules du parenchyme qui enveloppe les faisceaux libéroligneux les plus extérieurs, il ne représente nullement un anneau d'accroissement lignifié.

Unger appelle en outre (4) l'attention sur la constitution des tiges de Graminées (*Zea polystachia*), qui présentent aux nœuds un réseau de faisceaux anastomosés occupant toute la section de la tige, et formés par les ramifications des faisceaux communs. C'est à ce réseau que viennent s'appliquer les faisceaux rayonnants des racines adventives.

Après avoir constaté l'importance de cet enracinement (*Inradicirung*) des faisceaux de la racine, l'auteur insiste, comme l'avait déjà indiqué M. Mohl, sur l'indépendance des faisceaux de cet organe et de ceux de la tige.

Karsten (5) ajoute peu aux observations de ses devanciers, dont il adopte les idées sur la relation des racines avec le stipe des Palmiers; mais il repousse l'assimilation de la couche fibreuse des Palmiers à la couche ligneuse des *Dracœna*. Cette dernière formation est, d'après lui, secondaire, et les faisceaux qu'elle renferme, indépendants des faisceaux communs, ne représentent nullement les terminaisons inférieures de ceux-ci, comme l'avaient affirmé Unger et Mohl.

Suivant Karsten, il existe, chez les Monocotylédones jeunes,

(1) Mirbel, *Annales du Muséum*, 1809, t. XIII, pl. 8.
(2) Unger, *loc. cit.*, p. 55.
(3) Mohl, *loc. cit.*, § 39.
(4) Unger, *loc. cit.*, p. 34.
(5) Karsten, *Vegetations organe der Palmen* (*Abhandlungen der Kön. Akad. zu Berlin*, 1847).

un manteau cylindrique de tissu cambial séparant la moelle de l'écorce. Ce manteau, dans lequel se trouvent placées, chez les Palmiers, les extrémités inférieures des faisceaux vasculaires, développe fréquemment, et de bonne heure, un tissu lignifié qui enveloppe dans un cercle les faisceaux libéroligneux les plus extérieurs. Karsten désigne cet anneau ligneux sous le nom de *Holzcylinder*. D'après lui, on trouve généralement, dans les tiges bien développées, à la place du cylindre cambial un cylindre ligneux englobant les terminaisons des faisceaux communs.

Karsten montre, le premier, que les faisceaux qui occupent la périphérie du corps central s'anastomosent ensemble, et figure le réseau formé dans le *Colocasia esculenta* (1).

Quand le cylindre ligneux est ainsi constitué, suivant l'auteur, la tige ne subit pas de nouvelles modifications, elle a acquis ses dimensions définitives, c'est ce qui arrive notamment pour les Palmiers, Pandanées, Aroïdées, Orchidées, etc.

Karsten ajoute que parfois le cylindre ligneux ne se constitue pas; après le développement des tissus, « on aperçoit à la limite de l'écorce et du cylindre central une formation cambiale qui développe, par la division répétée de ses cellules, une couche assez épaisse de tissu ». C'est par l'activité de ce tissu formateur que les pédoncules floraux des Liliacées et des Scitaminées acquéreraient un cylindre compact de faisceaux libériens à l'intérieur d'une écorce étroite (2).

D'autres fois, cette formation cambiale demeurant longtemps active, provoquerait la formation de parenchyme (*Furcroya*) ou d'une couche ligneuse à développement centrifuge (*Dracæna*, *Crinum*) (3).

Enfin, c'est dans la couche cambiale qu'apparaîtraient les bourgeons et les racines latérales (4), qui, d'après Karsten,

(1) Karsten, *loc. cit.*, pl. IV, fig. 3 et 4.

(2) Karsten, *loc. cit.*, Paragr. intitulé : *Vergleichung des Baues der Palmen mit dem der übrigen Monocotylen*, p. 170.

(3) Karsten, *loc. cit.*, p. 171.

(4) Karsten, *loc. cit.*, p. 184 et suiv.

ne se distinguent pas les uns des autres dans leur première évolution.

En séparant ainsi, et avec raison, la formation des faisceaux de la couche fibreuse des Palmiers, et celle de la couche ligneuse des *Dracæna*, Karsten réalise un progrès important sur les idées mises en circulation par ses prédécesseurs, mais l'emploi du terme « cambium », pour désigner des tissus générateurs différents par leur origine et leurs produits, enlève à ses conclusions beaucoup de valeur et introduit une confusion regrettable dans les descriptions anatomiques.

Schacht n'a pas su éviter, malgré l'exemple de Karsten, la confusion qui résulte de l'emploi de termes anatomiques sans définition précise. Il a même exagéré ce défaut dans l'ouvrage (1) où il expose ses idées originales sur la structure et le développement de la tige dans les plantes supérieures.

Dans toutes les plantes vasculaires, Schacht trouve, entre la moelle et l'écorce, un anneau de tissu en voie de division qu'il appelle cercle cambial (*Cambiumring*) ou anneau d'épaississement (*Verdickungsring*).

Cet anneau d'épaississement se lignifie plus ou moins tôt, suivant lui, chez les Monocotylédones, et, dans ce cas, la tige ne s'épaissit pas davantage; mais quand cet anneau demeure actif, comme cela a lieu, toujours d'après lui, chez les *Dracæna*, *Pandanus* et quelques Palmiers, la tige peut acquérir un diamètre assez considérable.

On le voit, nous abandonnons, avec Schacht, les idées de Karsten sur les Palmiers, pour revenir à l'ancienne opinion de Mohl. L'auteur émet, au sujet de l'apparition des faisceaux

(1) Schacht, *Die Pflanzenzelle*. Berlin, 1852, Consultez principalement :
a. *Der Verdickungsring*, 246-254; *Der Verdickungsring bei;* Dracæna *Bedeutung der Verdickungsring*, 252;
b. *Die Gefässbündel der Pflanzen*;
c. *Die Axe und das Keimlager der Jungenpflanze*, 292;
d. *Die Würzel*, 299;
e. *Das Wachsthum der Pflanzen*, 318-325.

dans l'anneau de cambium, des idées inexactes : à son avis, la couche cambiale ne forme jamais de nouveaux faisceaux, elle favorise seulement, par ramification, la multiplication des faisceaux vasculaires déjà formés. Il appuie ses idées par l'observation du *Dracæna ferrea*, et il conclut que, dans toute l'étendue de la plante, les faisceaux fibro-vasculaires sont en connexion immédiate. Nous devons repousser cette interprétation sur l'absence de formation des nouveaux faisceaux au sein de la couche cambiale, en retenant cependant des vues de l'auteur ce fait important : la communication dans tout le corps de la plante des faisceaux fibro-vasculaires.

Les racines adventives se développent, d'après Schacht, aux dépens du cambium.

Quand ce dernier se lignifie complètement, les racines ne peuvent se former qu'au voisinage du sommet de l'organe en voie de croissance : tige ou racine; si le cambium (1) garde longtemps son activité, les racines peuvent se développer sur toute l'étendue de la tige.

L'apparition des racines latérales aux nœuds de beaucoup de Graminées (*Zea polystachia*) et d'Aroïdées (*Caladium*) s'expliquerait, suivant l'auteur, par la persistance en ces régions de l'anneau cambial, dont les cellules, par leurs divisions répétées, favoriseraient non seulement le développement des organes latéraux, mais peut-être aussi l'épaississement de ces régions. C'est encore au cambium que Schacht rattache la couche germante (*Keimlager*) des plantes bulbifères, qui développe tardivement de nombreuses racines latérales.

L'anneau cambial, ou anneau d'épaississement, jouerait donc un rôle important. C'est lui qui déterminerait la forme du corps ligneux, la ramification des faisceaux vasculaires; il tiendrait sous son influence la formation des racines latérales, des bourgeons et des feuilles. En somme, le cambium développerait presque tout le corps de la plante.

Schacht, n'établissant aucune différence entre les tissus

(1) *Loc. cit.*, p. 322.

formés par l'activité du sommet de la tige, et ceux qui prennent naissance postérieurement à l'édification première de celle-ci, nous ramène en arrière et bien loin des observations de Karsten. La confusion qu'il a établie entre les différents tissus formateurs montre la nécessité d'une revision de la nomenclature de ces tissus.

C'est à M. Nägeli (1) que revient le mérite d'avoir introduit, dans cette partie si confuse de la morphologie, une classification claire et précise. Sa nomenclature des tissus n'a pas été conservée intégralement, mais quelques-uns des noms qu'il a proposés, répondant à une utilité réelle, sont devenus d'un usage courant.

M. Nägeli appelle *méristème primitif* le tissu jeune, formé de parenchyme homogène dont les cellules se divisent sans cesse, et qui occupe le sommet des axes en voie de croissance. C'est par les divisions répétées de ses cellules que ce tissu engendre les parties durables des organes.

Le nom de *méristème secondaire* est réservé aux tissus formateurs qui apparaissent, dans certaines conditions, au sein d'organes où l'activité du méristème primitif a disparu. Enfin, le terme *cambium* désigne le tissu formateur à cellules allongées qui se divisent seulement par des cloisons longitudinales; les produits de son activité sont constitués par du bois, du liber et des rayons médullaires. On distingue le *procambium* ou ébauche des faisceaux vasculaires au sein du méristème primitif, et le *cambium* proprement dit, qui représente la couche génératrice des formations secondaires ligneuses et libériennes chez les plantes Dicotylédones et Gymnospermes.

A la suite de son exposition sur la classification des tissus, M. Nägeli (2) étudie, sur quelques espèces choisies comme types, la structure des plantes vasculaires. En ce qui concerne les Monocotylédones, qui nous intéressent seules ici, le plus

(1) Nägeli, *Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig, 1858, Heft I, p. 1 et suiv.

(2) Nägeli, *loc. cit.*, paragr. intitulé : *Monocotyledonentypus mit begrenzter Bildung von Fibrovasalsträngen*, p. 19.

grand nombre des familles, y compris les Palmiers, constituent un premier groupe avec formation limitée de faisceaux fibro-vasculaires.

Dans le *Chamædorea elatior* pris pour type, les faisceaux libéroligneux sortent tous, d'après l'auteur, du méristème primitif à l'état de procambium, et, quand ces faisceaux ont pris l'état durable, l'accroissement en épaisseur cesse. M. Nägeli repousse l'existence d'un anneau cambial, admise par Schacht pour le *Chamædorea* et les autres Palmiers; il pense que ce prétendu cercle d'épaississement n'est autre chose que le reste du méristème primitif, qui, à la limite de l'écorce et de la moelle, se conserve à l'état actif un peu plus longtemps que dans le centre.

A côté des plantes rapportées au type précédent et qui constituent la majorité des Monocotylédones, il existe un certain nombre d'espèces avec formation illimitée de faisceaux fibro-vasculaires. M. Nägeli prend pour type le *Calodracon Jacquini* (1).

Du méristème primitif se séparent de nombreux faisceaux de cambium, tandis que le tissu qui les sépare persiste encore un certain temps à l'état de division, et se cloisonne de préférence en direction horizontale. Outre les faisceaux de cambium, il persiste à la périphérie une couche annulaire de tissu en voie de division. Cette couche de méristème sépare la moelle de l'écorce, et dure aussi longtemps que la vie de la tige ou des rameaux. Elle forme continuellement du parenchyme médullaire dans lequel on aperçoit, çà et là, des faisceaux de procambium; elle développe aussi vers l'extérieur, en faible part, du parenchyme cortical secondaire.

M. Nägeli signale enfin, dans la description de ce dernier type, la différence de structure des faisceaux libéroligneux formés au sein du méristème primitif, et des faisceaux nés dans le méristème secondaire : les premiers contiennent des vais-

(1) Nägeli, *loc. cit.*, paragr. intitulé : *Monocotyledonentypu smit unbegrentzer Bildung von Fibrovasalsträngen.*

seaux spiralés, tandis que les derniers, formés par le méristème secondaire, ne renferment que des vaisseaux ponctués.

Tout en réformant le langage scientifique en usage jusqu'à lui pour désigner les tissus générateurs, M. Nägeli a, pour la première fois, distingué avec précision deux types de Monocotylédones. Le premier, caractérisé par l'absence de formation nouvelle de faisceaux après l'évolution des tissus aux dépens du point végétatif, est le plus général et comprend la plus grande partie des Monocotylédones, notamment les Palmiers; le dernier, caractérisé par l'existence de formations secondaires favorisant l'accroissement en épaisseur, est particulier aux Aloïnées et Dracænées, sur lesquelles Karsten avait émis déjà des vues exactes.

M. Nägeli a, de plus, montré la cause de l'erreur de Schacht, en affirmant que l'*anneau cambial* de cet anatomiste ne serait autre chose que le reste du méristème primitif qui persisterait un certain temps à la limite de l'écorce et du corps central.

Ces vues sont remarquables et, aujourd'hui encore, elles n'ont rien perdu de leur précision; néanmoins elles ne furent pas adoptées immédiatement.

Nous voyons, en effet, Schleiden en 1861, dans son ouvrage sur les fondements de la Botanique (1), retomber dans la nomenclature vicieuse de ses prédécesseurs, tout en professant des idées peu éloignées de celles de M. Nägeli.

Après avoir précisé d'une façon très heureuse les différences fondamentales que présentent les Monocotylédones et les Dicotylédones au point de vue de l'accroissement, et introduit la notion de faisceaux ouverts et de faisceaux fermés, Schleiden étudie l'évolution de la tige en général.

Suivant lui, la multiplication cellulaire, qu'il désigne sous le nom de processus de formation (*Bildungsprocess*), cesse généralement dans chaque article au même moment, et rend impossible à l'avenir l'accroissement en épaisseur.

(1) Schleiden, *Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig, 1861.

Il indique nettement, pour la première fois, que les différences d'épaisseur des articles successifs d'une même tige, sont dues à l'activité, à l'étendue variable du point végétatif. Quand ce processus de formation conserve son activité en certains points seulement, il détermine dans les tiges la formation d'arêtes, et l'origine des cladodes dans les *Ruscus* s'expliquerait ainsi. L'auteur confond d'ailleurs sous le terme cambium la couche génératrice des Dicotylédones et le méristème secondaire des *Dracæna*.

Schleiden n'ajoute rien à nos connaissances sur le développement des racines latérales. Il constate, à la vérité (1), qu'elles naissent dans l'écorce, tout près des faisceaux vasculaires, sous la forme d'un petit groupe de cellules en voie de division, et affectant une forme conique ; mais il ne paraît pas s'être occupé des relations que leur système fasciculaire contracte avec les faisceaux libéroligneux de la tige.

On voit en définitive que Schleiden exprime la même opinion que M. Nägeli relative à l'absence d'un anneau d'épaississement chez la plupart des Monocotylédones.

M. Sanio (2) vient combattre cette opinion, et reprend les idées générales de Schacht, de Karsten et de Mohl, en les appuyant par l'étude de l'évolution comparée des tissus chez les Monocotylédones et les Dicotylédones. D'après ses observations particulières sur les *Ruscus*, on ne trouverait, à l'extrême sommet des jeunes pousses de ces plantes, que trois faisceaux libéroligneux disposés en un cercle autour de l'axe de la tige. Bientôt ces trois faisceaux seraient réunis par une couche annulaire de tissu en voie de division, au sein de laquelle se développeraient, en direction centripète, de nouveaux faisceaux. M. Sanio désigne cette couche sous le nom d'anneau d'accroissement (*Verdickungsring*).

Cet anneau d'accroissement s'élargit peu à peu en laissant

(1) *Loc. cit.*, p. 342.

(2) Sanio, *Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung der Holzkörpers* (*Botanische Zeitung*, 1863, p. 357 et suiv.).

en dedans de lui les faisceaux formés par son activité ; lorsque le nombre définitif de ceux-ci est atteint, toutes les cellules de l'anneau d'accroissement passent à l'état durable et constituent, en épaississant leurs parois, la gaine externe (*Aussenscheide*) ou le tissu engainant (*Scheidegewebe*) qu'on rencontre à la périphérie du corps central des *Ruscus*.

M. Sanio ajoute enfin que cet anneau d'épaississement, fugitif chez les *Ruscus*, puisqu'il sert à former un nombre déterminé de faisceaux, persiste indéfiniment chez les *Dracæna*, et favorise ainsi la croissance en épaisseur de la tige de ces dernières plantes.

On le voit, M. Sanio reprend, à propos des *Ruscus*, l'ancienne opinion de Mirbel touchant l'analogie des *Dracæna* et des *Smilax*, opinion combattue sur ce point particulier par Mohl et Unger, et que les travaux de Nägeli auraient dû discréditer complètement.

La description de M. Sanio pour les *Ruscus* est cependant très exacte, c'est l'interprétation seule qu'il me paraît difficile d'accepter. Cette description s'applique, en effet, à une région de tige jeune où le méristème primitif est encore en activité. Or je montrerai, dans ce travail, que l'évolution des tissus au sein du méristème primitif peut être divisée en deux phases successives. La première, caractérisée parce que les divisions cellulaires se manifestent dans toute l'étendue de la tige, est localisée dans la région la plus jeune. Plus bas, par suite d'une différenciation précoce au centre de la tige et à la périphérie, le méristème primitif n'existe plus que dans la région moyenne comprise entre la moelle et l'écorce, et les divisions de ses cellules sont pour la plupart parallèles à la surface de la tige : c'est la seconde phase.

C'est cette seconde et dernière phase, que M. Sanio supprime comme phase d'activité du méristème primitif, et qu'il rapporte à l'activité d'un anneau d'épaississement. Cet anneau d'épaississement aurait même, d'après lui, ses initiales propres au sein des cellules terminales de la tige.

Les rapports de l'anneau d'accroissement avec le point

végétatif chez les *Ruscus*, qui sont pour l'auteur « exposés avec une telle clarté qu'ils ne font aucun doute pour lui », auraient gagné à être fixés dans un dessin. Car, abstraction faite de la difficulté qu'on éprouve, dans la plupart des plantes, à séparer ainsi les deux phases de l'activité du méristème primitif, il existe une raison qui doit suffire à faire rejeter l'interprétation de M. Sanio : c'est que les faisceaux primordiaux et les faisceaux formés par l'activité de l'anneau d'épaississement ont, chez les *Ruscus*, la même structure. On savait cependant, depuis M. Nägeli, que les faisceaux secondaires, c'est-à-dire les faisceaux formés par l'activité du méristème secondaire, ont une structure différente de celle des faisceaux primordiaux.

De nouvelles recherches sur l'anatomie des Aloïnées, entreprises par M. Millardet, complètent et précisent les résultats déjà publiés par Unger.

Après Karsten, M. Millardet (1) insiste sur l'indépendance des faisceaux primordiaux occupant la moelle des *Dracæna* et des *Yucca*, et des faisceaux secondaires formés par l'activité de la couche cambiale. Il nous fait connaître la différence de structure de ces deux ordres de faisceaux, et insiste particulièrement sur l'apparition plus ou moins précoce de l'anneau de méristème : rapide chez les *Yucca*, tardive chez les *Dracæna*.

L'auteur observe la première ébauche de la couche cambiale dans les cellules de l'écorce les plus rapprochées du corps ligneux, mais comme il ajoute plus loin que celle-ci peut s'accroître en épaisseur, par des cloisons tangentielles, à sa région interne, on ne peut dire avec précision si les premières cloisons que figure l'auteur sous le nom d'ébauche cambiale, appartiennent bien au cambium, ou si elles représentent seulement l'accroissement graduel de l'écorce, qu'on observe non seulement dans les *Yucca*, mais dans beaucoup d'autres Monocotylédones.

(1) *Mémoires de la Société des sciences naturelles de Cherbourg*, 1865, t. XI.

Le dessin qui figure l'ébauche cambiale n'est pas très clair, car cette ébauche se trouve au sein d'un parenchyme dépourvu de faisceaux, et n'indique pas, comme l'auteur l'annonce, qu'elle se constitue dans les assises corticales les plus voisines du corps ligneux.

Dans le mémoire sur la structure des Aroïdées (1), où M. Van Tieghem distingue les différents types de structure de ces plantes, et montre les rapports qu'ils offrent avec les variations du milieu, nous trouvons un type intéressant qui mérite de fixer l'attention : c'est celui des Aroïdées à couche génératrice permanente.

Les Aroïdées à couche génératrice permanente sont représentées par les Monstérinées, où cette zone génératrice n'occupe qu'une partie de la circonférence de la tige, et par les *Acorus*, où la zone génératrice est complète.

Cette zone génératrice, toujours revêtue, du côté où elle confine à l'écorce, par l'endoderme, contient, d'après l'auteur, « un tissu cribreux et générateur où sont épars des groupes vasculaires formés, les uns d'un certain nombre de vaisseaux étroits rayés et spiralés, les autres d'un gros vaisseau rayé et scalariforme ». M. Van Tieghem n'a pas méconnu l'importance de cette région qui entoure le corps central des Aroïdées, il a entrevu son rôle véritable : celui de servir à la formation des racines latérales, et de constituer un système intermédiaire entre les faisceaux de la tige et de la racine.

En effet, l'auteur s'exprime ainsi au sujet de l'*Heteropsis ovata* : « Cette zone forme autour du corps central, de la base au sommet, un demi-cylindre qui revêt la tige sur sa face inférieure, celle qui correspond aux deux séries parallèles de racines aériennes ; ces racines naissent sur cette couche génératrice, chacune au milieu d'un quadrant, et mettent leurs vaisseaux en communication avec ceux qu'elle possède ; on comprend donc que si les conditions extérieures sont favo-

(1) Ph. Van Tieghem, *Recherches sur la structure des Aroïdées* (*Ann. sc. nat.*, 5e série, t. VI, 1866).

rables, les racines pourront se former tout le long de l'entre-nœud, puisque la couche formatrice s'étend sans interruption d'un bout de la tige à l'autre (1). »

L'auteur ajoute, au sujet du *Monstera repens* :

..... « La couche génératrice pourvoit ainsi, non seulement à la formation des faisceaux de racines et au remplacement de ceux qui émergent dans les feuilles, mais encore à la multiplication des faisceaux de la tige (2). » Cette dernière observation est fondée sur l'augmentation du nombre des faisceaux de la tige à deux entre-nœuds différents, augmentation qui dérive de l'activité plus ou moins grande du point végétatif, et non de celle de la couche génératrice.

Enfin, dans ses conclusions générales, M. Van Tieghem signale, parmi les caractères constants des Aroïdées, « la présence à la périphérie du corps central de faisceaux vasculaires, tantôt libres et isolés par du parenchyme, tantôt réunis par du tissu cribreux en une zone commune qui revêt l'axe central sur tout ou partie de la périphérie, mais qui sont toujours les terminaisons inférieures des faisceaux foliaires, et sur lesquels viennent naître et s'insérer les racines adventives (3) ».

Tels sont les faits établis par M. Van Tieghem dans son mémoire, devenu classique, sur la structure des Aroïdées.

Ces recherches si précises, rapprochées de celles que j'ai signalées plus haut, et notamment des recherches de MM. Nägeli, Karsten, Schleiden, Sanio, Millardet, montrèrent une assez grande diversité de structure dans la classe où, pendant longtemps, on crut pouvoir ramener toutes les plantes à un type unique. Aussi semblaient-elles détruire l'unité de la conception du type classique des Monocotylédones que les botanistes, après les remarquables travaux de Mohl, s'accordaient à voir réalisé chez les Palmiers. Mais ces recherches, limitées à quelques familles ou à quelques genres, étaient trop incom-

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 139.
(2) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 145.
(3) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 107.

plètes pour qu'on pût édifier, sur les faits établis, une théorie nouvelle de la structure des tiges chez les Monocotylédones.

De nouveaux travaux étaient nécessaires pour indiquer dans quels cas le schéma de Mohl pouvait être conservé, et quels étaient les types nouveaux qu'on devait lui adjoindre pour exprimer, par quelques exemples, la structure générale d'un des grands groupes de plantes.

C'est en 1876 que parut le mémoire important de M. Falkenberg (1), où l'auteur étudie les organes de végétation d'une trentaine de plantes choisies comme types. Ce travail étant peu connu en France, on me permettra de l'analyser un peu longuement, en laissant de côté les faits intéressants concernant la course des faisceaux, qui ne se rapportent pas directement à mon sujet.

L'auteur s'exprime de la façon suivante, au sujet de la séparation de la tige en écorce et en cylindre central : « Dans la tige des Monocotylédones, une masse interne de tissu est séparée d'une masse externe, l'écorce, et cette séparation est fréquemment rendue visible, sur des coupes transversales de la tige, par la formation d'une gaine limitante. L'origine de cette gaine est double, et suivant qu'elle est formée par les cellules les plus extérieures du corps central, ou par les plus intérieures de l'écorce, elle doit être distinguée comme gaine externe (*Aussenscheide*) ou comme gaine corticale (*Rindenscheide*) (2). »

M. Falkenberg emploie avec M. Sanio le nom de gaine externe, pour désigner la couche à plusieurs assises de cellules prosenchymateuses épaissies, dans laquelle se trouvent emprisonnées les terminaisons inférieures des faisceaux communs.

« Chez les plantes dont la course des faisceaux suit le type des Palmiers, les cellules employées à la formation de la gaine

(1) P. Falkenberg, *Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotylen*. Stuttgart, 1876.

(2) *Loc. cit.*, p. 129.

externe sont celles qui forment la zone de tissu dans laquelle sont placées les terminaisons inférieures des faisceaux communs; jamais une gaine prosenchymateuse lignifiée n'apparait indépendamment de cette zone, soit en dedans ou en dehors d'elle. »

..... « En outre, le squelette des racines adventives s'applique régulièrement à la partie des faisceaux fibro-vasculaires placée dans la gaine externe, ou dans la zone de cellules de parenchyme correspondante.

» Le rapport constant dans lequel se tiennent : la gaine externe, les racines adventives et les terminaisons inférieures des faisceaux fibro-vasculaires chez les plantes dont la course des faisceaux correspond au type des Palmiers, nous autorise à comprendre la masse interne de la tige, y compris la gaine externe, comme une partie de tige équivalente sous le nom de cylindre central. »

Ces conclusions s'appliquent aux plantes que l'auteur ramène au type des Palmiers.

Comparant ensuite au groupe précédent les Monocotylédones chez lesquelles il n'apparaît pas de gaine prosenchymateuse externe, l'auteur remarque que la séparation de l'écorce et du cylindre central est indiquée par la course des faisceaux fibro-vasculaires et par l'insertion du squelette des racines adventives. Il fait observer « qu'on ne peut alléguer contre la distinction de l'écorce et du cylindre central l'absence d'une gaine externe, puisque là où l'on constate sa présence, elle n'est pas toujours développée dans toute l'étendue de la tige, mais manque parfois dans les régions inférieures de celle-ci, par exemple chez l'*Aspidistra*, le *Chamædorea* et l'*Epipactis*.

» Les parties inférieures de la tige, chez ces plantes, montrent la structure qu'on observe chez le *Calla* et le *Scindapsus* dans toute l'étendue de la tige où il n'existe pas de gaine externe. »

M. Falkenberg rejette les divers noms donnés par ses prédécesseurs à la gaine externe et examine ses différents états. « Les cellules de cette gaine passant à l'état durable sont

semblables aux cellules du tissu fondamental central ou bien différentes. Dans ce dernier cas, elles demeurent à cloisons minces ou se lignifient fortement.

» Elles restent fréquemment à parois minces, là où elles doivent constituer un centre d'évolution, comme chez les Monocotylédones à accroissement secondaire. La couche la plus extérieure du cylindre central montre aussi fréquemment des cloisons minces dans les rhizomes, où elle se présente comme une couche correspondant au péricambium des racines, dans laquelle se développent les racines adventives. »

Le nom de gaine corticale (*Rindenscheide*) est appliqué par l'auteur à l'assise formée « par la différenciation générale qu'éprouvent les cellules de la couche la plus interne de l'écorce. Là où elle apparaît dans les rhizomes, elle concorde en tous points avec la couche semblable des racines ».

M. Falkenberg décrit les principales modifications de la gaine corticale et discute, pour les rejeter définitivement, les dénominations proposées avant lui pour cette assise limitante. La plupart, en effet, expriment des rapports morphologiques douteux (*Pleromscheide*, *Strangscheide*), ou répondent à un rôle physiologique que l'observation n'a pas confirmé (*Schutzscheide*).

Le terme de gaine corticale (*Rindenscheide*) qui correspond exactement à notre terme *endoderme*, sans rien préjuger du rôle physiologique qui nous échappe encore, indique que cette assise se forme aux dépens de l'assise corticale interne.

Mes observations confirment exactement ces vues de l'auteur et viennent compléter la démonstration qu'il a à peine ébauchée, car le seul fait allégué pour rapporter l'endoderme à l'écorce est la correspondance de cette assise avec l'endoderme des racines adventives.

Après avoir établi nettement la ligne de démarcation de l'écorce et du corps central des Monocotylédones, M. Falkenberg examine le développement des tissus au sortir du point végétatif. Laissant de côté les Monocotylédones à accroissement illimité en épaisseur, il analyse les idées proposées pour

expliquer l'établissement du diamètre définitif de la tige, et insiste spécialement sur les observations de M. Sanio concernant l'anneau d'accroissement fugitif des *Ruscus*.

Il combat l'opinion de Karsten au sujet du *Cambiumcylinder* et celle de M. Sanio sur le *Verdickungsring*. Selon lui, les cellules des tissus formés au sein du méristème primitif conservent un certain temps la faculté de se diviser, et cette faculté de division s'éteint plus tôt dans la partie centrale que dans la région périphérique du corps central de la tige (*Allium*, *Ruscus*). Il résume ainsi les résultats de ses recherches sur ce point :

« 1° Le méristème primitif du sommet de la tige se différencie plus tôt ou plus tard en une masse centrale, et une masse périphérique de tissu.

» 2° Quand ces deux régions sont déjà séparées dans le point végétatif comme *plérome* et *périblème*, l'écorce, formée plus tardivement, correspond au périblème et le cylindre central au plérome, soit que les cellules de ce dernier se transforment immédiatement en cellules durables, ou qu'elles soient le siège de divisions tangentielles dont l'effet est d'agrandir le cylindre central.

» 3° Les cellules du tissu fondamental situées à la périphérie du cylindre central, lorsqu'elles sont transformées à l'état de cellules durables, sont parfois identiques à celles du tissu fondamental situées dans le corps central de la tige (*Zea*, *Canna*, *Calla*).

» D'autres fois elles sont à cloisons minces et le tissu lui-même prend l'aspect de méristème (rhizomes de *Maianthemum*, de *Typha*, bulbe d'*Allium*). Enfin elles peuvent en se lignifiant prendre une forme prosenchymateuse.

» Dans cet état, tantôt elles forment un cylindre ligneux nettement séparé du parenchyme central (*Fritillaria*, *Hedychium*), tantôt elles sont reliées aux cellules centrales par des formes de transition (*Asparagus*, *Æchmea*). »

M. Falkenberg n'a pas étudié spécialement les Monocotylédones arborescentes à accroissement illimité en épaisseur ;

aussi se contente-t-il de rapporter les faits connus pour les genres *Dracæna* et *Yucca*, en remarquant les contradictions qui existent entre les résultats publiés. Il étudie enfin les relations des racines avec la tige sur laquelle elles sont insérées.

« ..... La couche la plus extérieure du cylindre central de la racine, le péricambium, correspond à la couche externe à parois minces du corps central de la tige, principalement des rhizomes; et, comme le péricambium est le centre de formation pour les racines latérales, de même cette couche de cellules à parois minces occupant la périphérie du corps central du rhizome est le tissu dans lequel la formation des racines adventives est préparée. »

Enfin l'auteur décrit avec précision le mode d'insertion des faisceaux du corps central des racines adventives sur la tige.

..... « Le squelette fasciculaire de la racine s'élargit en entonnoir et s'applique en forme de disque sur le corps central. Ses faisceaux, après avoir traversé les couches les plus extérieures du corps central, se confondent avec les faisceaux des traces foliaires qui courent superficiellement à l'endroit où se trouvent les racines..... La fusion des faisceaux de la racine avec ceux de la tige se produit le plus souvent après une course indépendante très courte; par exception, ils forment, sur une grande étendue de la tige, une masse de faisceaux fibro-vasculaires isolés propres à la tige, comme chez le *Nidularium rigidum* et chez les Monstérinées. »

J'ai tenu à donner ces citations un peu longues, pour montrer les faits si précis établis par M. Falkenberg. Il repousse, comme on le voit, la conception de l'anneau d'accroissement de M. Sanio, ainsi que l'existence du cylindre cambial de Karsten. Il établit, avec Schleiden et M. Nägeli, que la plupart des Monocotylédones ne s'accroissent pas en épaisseur, et que les tissus qui composent un entre-nœud sont formés par l'activité du méristème primitif.

On peut regretter que M. Falkenberg ait retranché, dans

ses recherches, les Palmiers (1) et les Pandanées, dont l'histoire est encore si peu connue, ainsi que le développement des *Dracæna*. Pour ce qui concerne les Aroïdées (2), M. Falkenberg critique le nom de zone génératrice donné par M. Van Tieghem à l'assise si caractéristique des Monstérinées et des *Acorus*. Mais, s'il a bien indiqué le véritable rôle de cette couche chez le *Scindapsus multijugus* (la seule Monstérinée qu'il ait étudiée), il s'est mépris sur l'importance de la formation identique qui entoure le corps central de l'*Acorus Calamus*. Il y a lieu de s'étonner de cette méprise, puisque, ainsi qu'on l'a vu plus haut, M. Van Tieghem avait presque indiqué le rôle de cette couche génératrice, et que, d'autre part, M. Falkenberg a fait connaître le premier, dans les plantes étudiées par lui, quelques-unes des relations précises de la racine et de la tige.

La partie la plus intéressante de son mémoire, par sa nouveauté, est celle que l'auteur consacre aux racines. Il a bien entrevu leur origine, lorsqu'il affirme que la couche la plus extérieure du corps central du rhizome est le centre de formation de ces organes. Mais, poursuivi par son idée de décrire les organes de végétation chez la plante adulte, il ne cherche pas à vérifier cet énoncé par des preuves tirées du développement, et se borne à signaler l'insertion des racines sur la tige. D'après lui, le système fasciculaire des racines s'épanouit toujours en entonnoir à la périphérie de la tige, et jamais on ne voit ses faisceaux pénétrer dans le corps central de la tige et s'insinuer entre les faisceaux communs, ainsi que Mohl l'affirme pour les Palmiers. Cette conclusion inexacte s'explique par le trop petit nombre de plantes étudiées. Quoi qu'il en soit, le mémoire de M. Falkenberg est remarquable par sa précision et la quantité de faits bien observés qu'on y trouve.

Aussi M. de Bary, qui résume dans son ouvrage d'Anatomie

(1) M. Falkenberg s'est borné à l'examen d'une jeune plantule de germination de *Chamædorea Schiedeana*.

(2) Falkenberg, *loc. cit.*, p. 112.

comparée (1), les travaux publiés jusqu'en 1876, a-t-il fait au mémoire de M. Falkenberg de nombreux emprunts, notamment pour ce qui concerne la course des faisceaux et leur structure.

M. de Bary (2) ne dit rien de l'origine des racines et de l'évolution du système fasciculaire qui les rattache à la tige. Il se borne à décrire les relations qu'on observe quand la différenciation est terminée..... « La division du faisceau de la racine (c'est-à-dire du système fasciculaire de la racine) en plusieurs branches qui s'attachent à plusieurs faisceaux de la tige, est un fait fréquent dans la tige des Monocotylédones. D'ailleurs il ne se rencontre pas dans tous les genres, puisque dans le *Carex hirta*, le faisceau de la racine se place simplement sur la périphérie du cylindre central de la tige.

» Les rameaux ou branches par lesquels le faisceau de la racine est attaché à la tige, s'appliquent séparément à la périphérie des faisceaux du corps central. Ils s'accolent alors, dans une première série de cas, sur les faisceaux courant au lieu d'insertion, sans pénétrer plus profondément dans le cylindre de la tige. Il en est ainsi chez quelques Orchidées, plusieurs Commélynées, diverses Aroïdées : *Richardia*, *Philodendron* avec quelques rameaux courts, divergeant principalement vers le haut ou vers le bas; *Acorus Calamus* avec une riche ramification; *Calla palustris* avec un anneau de racines dont les insertions vasculaires forment, en se réunissant, un anneau transversal à chaque nœud du rhizome.

» Dans une autre série de cas, le faisceau de la racine se partage, à la périphérie du cylindre de la tige, en nombreuses ramifications, qui divergent dans toutes les directions, passent entre les faisceaux de la tige et par une course flexueuse pénètrent jusqu'en son milieu; là, les uns plus profondément, les autres plus superficiellement, ils s'appliquent aux faisceaux de la tige.

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*. Leipzig, 1877.
(2) *Loc. cit.*, § *Würzel*, p. 327.

» Il en est ainsi : chez les Palmiers, où les faisceaux n'atteignent pas le milieu de la tige ; dans les nœuds des Graminées ; dans les renflements de la tige des Commélynées. »

M. de Bary décrit en détail les nœuds des Commélynées qui, d'après ses observations particulières, sont constitués, comme les nœuds des Graminées, par la ramification des faisceaux des racines. Il est en opposition avec M. Falkenberg en admettant, chez les Graminées, la pénétration des faisceaux de la racine dans les nœuds. Cette contradiction n'a rien qui doive étonner puisque ces résultats sont fondés sur l'examen des organes à l'état adulte. M. de Bary adopte d'ailleurs les idées de M. Falkenberg concernant le développement des tissus aux dépens du méristème primitif (1).

Enfin il consacre quelques pages (2) aux Monocotylédones pourvues d'un accroissement en épaisseur. Laissant de côté les Palmiers chez lesquels l'accroissement en épaisseur accepté par Mohl, Unger, Karsten, a pour cause, d'après M. de Bary, s'il existe, une augmentation de volume des éléments de tissu déjà constitués, l'auteur admet la présence de formations secondaires dues à l'activité d'un *cambium* (?) chez les Aloïnées (*Aloe*, *Lomatophyllum*), Liliacées (*Yucca*, *Beaucarnea*), Dracænées (*Dracæna*, *Cordyline*, *Aletris*, *Calodracon*), dans les tubercules de *Tamus* et de *Testudinaria*.

..... « La couche initiale du *cambium* est une assise de cellules de parenchyme que ne distingue aucune particularité spéciale, courant autour de la surface externe du cylindre des faisceaux ; elle est par conséquent *extrafasciculaire*. Elle confine immédiatement aux faisceaux les plus extérieurs des traces foliaires et doit être par conséquent rattachée au plérome. »

M. de Bary émet ainsi une opinion plus précise que celle de M. Millardet et conforme à la vérité, au sujet de l'origine du méristème secondaire des *Dracæna*. Mais pourquoi appelle-t-il cette couche génératrice un *cambium* ?

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 412.

(2) De Bary, paragr. intitulé : *Secundärer Dickenzuwachs bei Monocotyledonen und Farnartigen Pflanzen*, p. 636.

Les conclusions publiées vers la même époque par M. Guillaud, dans son Mémoire (1) sur l'anatomie comparée des Monocotylédones, sont en contradiction avec les résultats que je viens de signaler.

Tandis que les études de M. Falkenberg l'amènent aux idées professées par Schleiden et M. Nägeli, M. Guillaud se range à l'avis de Karsten, Schacht et M. Sanio.

Il affirme que chez toutes les Monocotylédones, quand le méristème primitif a donné naissance à l'écorce, à la moelle et aux faisceaux de procambium, on voit apparaître, à la limite de l'écorce et du corps central, une zone génératrice.

Cette zone de tissu clair, englobant les faisceaux les plus extérieurs, est désignée par l'auteur sous deux noms différents : *périméristème* ou *propériméristème*. M. Guillaud nous avertit que le terme *propériméristème* est plus convenable et cependant, par une confusion regrettable, il emploie exclusivement dans son mémoire le terme de *périméristème*.

Aussi le lecteur a-t-il beaucoup de peine à dégager les conclusions que l'auteur a oublié de poser, puisque le *périméristème* désigne aussi l'anneau d'accroissement des *Dracæna*.

Quoi qu'il en soit, ce tissu générateur est ainsi défini :

« Le *périméristème* est formé de plusieurs assises cellulaires dont les cellules subissent d'abord des divisions en tous sens, mais à la fin ces divisions sont tangentielles dans la région externe. »

M. Guillaud a rencontré ce *périméristème* dans toutes les Monocotylédones, aussi bien dans les tiges aériennes de *Ruscus* (2) par exemple, que dans les rhizomes.

Il examine les circonstances de son apparition chez les plantes suivantes : *Polygonatum vulgare*, *Ruscus*, *Convallaria maialis*, *Paris quadrifolia*, et trouve que « le *périméristème* est l'effet, la suite du groupement des faisceaux ».

(1) A. Guillaud, *Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des tissus de la tige des Monocotylédones* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. V, 1878).
(2) *Loc. cit.*, p. 120.

» Ainsi dans les Iris (1), un anneau assez épais de méristème apparaît entre les faisceaux externes et un peu en dehors d'eux, régulier sur tout son pourtour dans l'*Iris pseudo-Acorus*, bien plus puissant sur la face inférieure du rhizome de l'*Iris florentina*, parce que les faisceaux y sont infiniment plus condensés que sur la face supérieure. »

Les développements que l'auteur consacre à ce tissu générateur sont un peu obscurs, ils auraient gagné à être accompagnés de dessins clairs et démonstratifs, car on ne peut considérer comme telles les trois figures (2) qui représentent l'évolution du périméristème du *Paris quadrifolia*.

Je montrerai plus loin que M. Guillaud a confondu sous le nom de *périméristème* des choses distinctes : la différenciation lente et dernière du méristème primitif, le cloisonnement tardif qui s'effectue souvent dans l'écorce, et l'évolution de la zone génératrice des racines adventives.

Les produits de l'activité du *périméristème* sont (3), d'après l'auteur : 1° du *tissu fondamental*; 2° des *faisceaux caulinaires*; 3° du *méristèmiforme* mou ou dur ; 4° du *pseudoliber* ; 5° *une gaine fasciculaire* (*endoderme*).

La gaine fasciculaire (*Rindenscheide* de M. Falkenberg) est rapportée, ainsi que les cellules du tissu fondamental qui la bordent du côté externe, au *périméristème*, d'après le double examen de l'état adulte des organes et du développement. L'auteur affirme qu'elle dépend des faisceaux, et la considère comme formée par la réunion et la soudure des demi-gaines entourant les faisceaux les plus extérieurs.

La preuve la plus convaincante, d'après M. Guillaud, de l'origine fasciculaire de l'endoderme, est l'existence de parenchyme secondaire formé par le périméristème en dehors de cette assise limitante (*Tradescantia*, *Paris*). Mais comment l'auteur distingue-t-il le tissu fondamental de l'écorce et du corps central en parenchyme primaire et secondaire, puisque,

(1) *Loc. cit.*, p. 118.
(2) *Loc. cit.*, pl. 5, fig. 1, 2, 3.
(3) *Loc. cit.*, p. 126.

suivant lui « le tissu fondamental secondaire ressemble complètement au tissu fondamental primitif (1) ».

Les *faisceaux caulinaires* sont un des produits importants dérivés de l'activité du périméristème (2). L'auteur appelle ainsi « les faisceaux des nœuds de Graminées, et les faisceaux s'étendant aux entre-nœuds et à toute la longueur des rhizomes. Ils n'ont en effet aucune relation avec les feuilles, ils naissent sur place et par un processus distinct, postérieurement aux faisceaux communs, dans un méristème secondaire et non plus dans le méristème primitif ». L'auteur ayant omis, dans ses recherches, l'étude des racines que développent les rhizomes en nombre parfois considérable, n'a pas vu les relations que contractent les *faisceaux caulinaires* avec les racines.

Il dit cependant que « trop courts et trop peu épais pour jouer un grand rôle dans la structure de la tige, ils n'ont guère d'importance matérielle que pour la naissance et la distribution des racines adventives, qui se développent en général sur leurs anastomoses mais qui ne sont pas, du reste, *absolument sous leur dépendance* ».

M. Guillaud s'est souvent mépris sur l'existence et la distribution des faisceaux caulinaires, notamment lorsqu'il conteste la présence de ces faisceaux chez le *Polygonatum vulgare*, le *Philodendron*, ou lorsqu'il affirme leur existence seulement aux nœuds dans l'*Acorus Calamus*.

Le rôle du périméristème, désigné cependant par l'auteur sous le nom de « méristème passif », est assez multiple.

Il favoriserait le développement des faisceaux communs en longueur et en grosseur; il permettrait la formation des faisceaux caulinaires servant d'intermédiaires entre la racine et la tige; enfin, il jouerait, par ses tissus épaissis, un rôle protecteur pour toute la plante.

Tels sont les résultats des recherches de M. Guillaud. Malgré les erreurs et les contradictions qu'elles renferment, ces recherches ont montré l'existence, à la périphérie du corps

(1) *Loc. cit.*, p. 128.
(2) *Loc. cit.*, p. 129.

central de la tige, d'un tissu générateur particulier, dont l'origine et le rôle sont encore à fixer.

En résumé, abstraction faite des divergences individuelles qui existent entre les auteurs qui ont étudié la structure des tiges de Monocotylédones, les opinions qui règnent aujourd'hui sur l'accroissement de ces tiges se réduisent à deux.

Suivant l'une d'elles, partagée par Mohl, Unger, Karsten, Schacht, MM. Sanio et Guillaud, il existe chez les Monocotylédones, à la limite de l'écorce et du corps central, une zone de méristème d'activité variable. Ce méristème s'éteint ordinairement après l'établissement définitif du diamètre de la tige, mais quelquefois il persiste pendant toute la vie de la plante. Les produits de son activité sont des faisceaux libéroligneux propres à la tige et les organes de soutien de la plante.

MM. Nägeli, Schleiden, Falkenberg, de Bary, croient, au contraire (abstraction faite des Aloïnées, *Dracæna*, Liliacées arborescentes), que les tissus de la plante dérivent tous du méristème primitif, et que le prétendu méristème secondaire n'est autre chose que le reste du méristème primitif qui persiste plus longtemps à la limite de la moelle et de l'écorce.

Nos connaissances sur l'origine et le mode d'insertion des racines adventives sont encore moins précises que celles qui concernent la structure générale de la tige.

En effet, à part le mémoire où M. Falkenberg indique incidemment le lieu d'origine des racines, je ne connais aucun travail sur cette question.

Les seules données que nous possédions sont des données incomplètes et contradictoires sur la manière dont les faisceaux de la racine se rattachent à ceux de la tige. M. Falkenberg assure que les premiers s'étalent en rayonnant à la surface du corps central de la tige, sans pénétrer à l'intérieur de celui-ci; tandis que Mohl et M. de Bary admettent la pénétration plus ou moins profonde de ces faisceaux dans la tige.

D'autre part, M. Trécul affirme que les faisceaux des racines se développent en direction centrifuge par rapport à l'axe qui porte ces organes; par contre, Mohl admet l'existence d'un double développement : centripète et centrifuge, pour ces mêmes faisceaux.

Ces divergences sur les faits connus, et l'absence de documents embrassant un grand nombre de plantes, justifient amplement la direction que j'ai cru devoir imprimer aux recherches développées dans ce mémoire et dont je vais maintenant commencer l'exposé.

RÉSULTATS GÉNÉRAUX.

Dans un grand nombre de Dicotylédones, la tige et la racine possèdent à leur extrémité un groupe de cellules en voie de division, et chacun de ces groupes, par son activité, augmente peu à peu la longueur de ces organes suivant deux directions opposées : le groupe supérieur, terminal, développe la tige, ses ramifications et ses feuilles; le groupe inférieur, subterminal, développe le système radical.

Chez les Monocotylédones, le point végétatif de la racine perd très tôt son activité, et cette région est progressivement frappée de mort. Aussi, sur la tige, les racines adventives se développent-elles d'une manière normale pour remplacer le système radical, qui ne se constitue pas à l'état d'individualité distincte, comme cela a lieu le plus souvent chez les Dicotylédones.

La tige des Monocotylédones, ainsi caractérisée par la destruction précoce de sa racine primaire, et conséquemment par l'existence des racines adventives sur sa longueur, peut être divisée au point de vue physiologique en deux parties : la région végétative, portant les feuilles et sur laquelle se développent les racines latérales, et la région supportant les organes de reproduction. La première est ordinairement et seule vivace, variable dans sa forme, dans sa constitution, et subit l'in-

fluence modificatrice du milieu ; la seconde est toujours éphémère, d'une structure simple et constante qu'explique son rôle de support, et son apparition peut être accélérée ou retardée par des modifications dans l'alimentation.

Ces deux parties de la tige, affectées chacune à un rôle spécial, sont à l'ordinaire nettement séparées. La partie végétative constitue les tiges souterraines désignées sous le nom de rhizomes (Iridées, Aroïdées, Cypéracées, Cannacées, etc.); les bulbes et leurs variétés; le tronc des *Dracæna*, des *Yucca*, *Crinum*, etc.; le stipe des Palmiers, des Pandanées; les tiges grimpantes ou rampantes de quelques Orchidées (*Vanilla*), Aroïdées (*Philodendron*, *Monstera*, etc.).

La partie reproductrice constitue les hampes florales, le support du régime des Palmiers, le spadice des Aroïdées, etc.

Quelquefois, cependant, la séparation de ces deux appareils n'est pas nettement accusée, et l'on voit la même tige se modifier insensiblement de sa base vers son sommet pour s'adapter à chacun des deux rôles que nous venons d'indiquer. Ainsi, le chaume des Graminées, dans sa région inférieure, est un appareil végétatif, tandis que ses entre-nœuds supérieurs sont devenus de simples supports reproducteurs.

Dans un grand nombre de cas, l'appareil végétatif reste toujours complètement emprisonné dans le sol, il porte alors, inégalement réparties sur sa longueur, les racines adventives, et n'épanouit dans l'air que ses feuilles, organes d'assimilation. Mais, au moment de la floraison, il se constitue une partie aérienne servant de support aux organes reproducteurs : c'est ce qu'on observe pour les rhizomes d'Iridées, de Cypéracées, d'Aroïdées (*Acorus Calamus* et *gramineus*), pour les Aspidistrées, certaines Smilacées (*Convallaria*) et certains bulbes de Liliacées, Iridées, etc.

D'autres fois, la partie végétative de la tige se divise en une partie souterraine développant les racines et constituant à la fois un organe de réserve alimentaire et d'absorption, et en une région aérienne portant les feuilles, qui représente l'appareil assimilateur (*Ruscus*, *Dioscorea*, *Canna*, *Hedychium*).

Il existe, enfin, quelques Monocotylédones dont la tige n'est presque jamais souterraine. Tantôt elle rampe sur le sol ou sur les débris de végétaux, et pousse dans le substratum de nombreuses racines aériennes (Aroïdées, Orchidées épiphytes); tantôt la tige, dressée verticalement dans l'air, reste grêle et cylindrique, développant des racines à ses nœuds inférieurs (Graminées), ou enfin devient arborescente et ne tient au sol que par les racines développées en grand nombre à sa base (Palmiers, Pandanées).

Toutes les plantes qui viennent d'être citées, et qui représentent la majorité des Monocotylédones, perdent peu à peu les parties les plus anciennes de leur tige, qui meurent progressivement et se désagrègent; aussi les différentes parties d'un système ramifié y sont-elles souvent isolées et individualisées, par la destruction du tronc qui les portait.

On connaît un petit nombre de Monocotylédones où la tige persiste toujours, parce qu'il s'y développe des formations secondaires, qui non seulement provoquent l'accroissement en épaisseur caractéristique chez ces plantes, mais favorisent la formation de racines adventives dans toute l'étendue de la tige (*Dracæna*, *Yucca*, *Aloe*, etc.). Seul, l'appareil végétatif présente cette croissance ininterrompue en épaisseur, l'appareil reproducteur périt dès qu'il a accompli sa fonction.

Par cet aperçu, qui nous donne une idée de la variété des modes de végétation de la tige chez les Monocotylédones, j'ai voulu indiquer, en même temps, l'ordre dans lequel seront présentées les recherches consignées dans ce travail. On me permettra, avant d'en commencer l'exposé, d'exprimer les résultats généraux auxquels je suis arrivé.

I. Cellules initiales. — Le point végétatif de la tige se compose de cellules mères pour l'épiderme, toujours individualisé dès l'origine, et d'un nombre variable de cellules initiales communes au corps central et à l'écorce dont la différenciation est plus tardive.

II. Méristème primitif. — Quand les ébauches des feuilles et des bourgeons sont constituées, la transformation du méristème primitif, issu de ces initiales communes, en tissus durables, commence en deux régions à la fois : au centre même de la tige, et à la périphérie, tout contre l'épiderme. De ces deux régions, la différenciation s'avance en direction centrifuge pour la partie interne, en direction centripète pour la partie externe, de sorte que le méristème primitif, d'abord continu dans toute la section de la tige, est, plus tard, réduit à un anneau dont l'épaisseur diminue graduellement et qui finit par disparaître. C'est à l'endroit où les deux processus de différenciation se touchent, qu'il convient de placer la limite entre l'écorce et le corps central.

L'*écorce* serait alors la région périphérique de la tige, caractérisée par un développement centripète ; le *corps central* serait caractérisé par un développement centrifuge.

III. Passage des tissus a l'état durable. — Le passage des tissus de l'état de méristème à l'état durable, s'effectue ordinairement assez vite ; dans ce cas, l'écorce et le corps central sont composés de parenchyme homogène dont les cellules n'offrent pas une grande régularité dans leur agencement (Graminées, Cypéracées, Palmiers, Pandanées, Iridées).

Mais il arrive souvent, après une période d'évolution rapide, qui a détaché la partie externe de l'écorce et la plus grande partie du corps central, que le passage définitif à l'état durable s'effectue lentement ; il s'accompagne alors, surtout dans l'écorce, de divisions tangentielles dans les cellules du méristème primitif. L'existence de ces divisions a fait croire à la formation d'un cercle de méristème secondaire (Musacées, *Tradescantia*, *Sisyrinchium*, *Pancratium*, *Asphodelus*, etc.).

Alors la section transversale de la tige, dans la région où l'évolution des tissus n'est pas terminée, permet de diviser l'écorce en deux parties : l'externe à cellules irrégulières, l'interne à cellules superposées en files radiales.

IV. Tiges sans racines adventives. — Dans les tiges adaptées à la fonction reproductrice ou dans celles qui sont aériennes et supportent seulement les organes d'assimilation (*Smilax*, *Ruscus*), l'évolution des tissus s'effectue comme il vient d'être indiqué, et en général rapidement.

Quand les cellules de l'écorce et du corps central ont acquis leurs dimensions définitives, elles peuvent conserver des cloisons minces ; alors, en raison de leur homogénéité, la limite idéale de l'écorce et du corps central, basée sur le processus de développement, n'existe plus (spadice des Aroïdées, pédoncule floral des *Crocus*).

Mais, le plus souvent, cette limite est facile à tracer parce que les couches les plus extérieures du corps central, différenciées tardivement, épaississent et lignifient leurs parois et constituent un anneau de sclérenchyme englobant les faisceaux les plus extérieurs de la tige. C'est l'appareil de soutien des pédoncules floraux (Iridées, Liliacées), et des tiges aériennes (*Ruscus*, *Smilax*). Dans certains cas même, la lignification envahit tout le corps central (*Epidendrum*).

V. Tiges a racines adventives. — La partie végétative de la tige présente une complication nouvelle, due au développement régulier des racines adventives.

Ces organes s'insèrent à la périphérie du corps central, et leur système fasciculaire ne se continue jamais directement avec celui de la tige, comme le croyaient Mirbel et Schacht. On rencontre toujours, à l'insertion de chacune d'elles, un système de faisceaux à éléments courts, anastomosés en réseau, qui constitue l'intermédiaire entre les faisceaux de la tige et ceux de la racine. Ces faisceaux, qui se développent beaucoup plus tardivement que les faisceaux communs, renferment des cellules vasculaires courtes, rayées, ponctuées, réticulées ; jamais on n'y trouve les vaisseaux annelés ou spiralés, caractéristiques des faisceaux formés directement par l'activité du méristème primitif.

Chez presque toutes les Monocotylédones, les faisceaux

intermédiaires entre la racine et la tige forment, à la surface du corps central de celle-ci, un réseau particulier immédiatement appliqué contre le réseau périphérique formé par les terminaisons inférieures des faisceaux communs.

Pour abréger, je désignerai ce réseau particulier, dont l'importance avait été jusqu'ici méconnue, sous le nom de *réseau radicifère*.

Il offre des dispositions variables.

Tantôt il enveloppe complétement le corps central de la tige, ne présentant d'interruption qu'au-dessus des bourgeons; on remarque alors que les racines adventives peuvent se former sur toute la surface de celle-ci (*Acorus Calamus*, *Iris pseudo-Acorus*, *I. sibirica*, *Calathea*, *Stromanthe*, [illegible], *Hedychium*, *Musa*, *Sisyrinchium*, *Sagittaria*).

Tantôt, étendu sur toute la longueur de la tige, il n'occupe qu'une fraction de la circonférence du corps central de celle-ci (*Monstera* [illegible], *M.* [illegible], *Raphidophora* [illegible], *Iris* [illegible], [illegible]). Il en résulte que les racines sont [illegible] sur la même face de la tige.

[illegible]

[illegible]

rameaux grêles et courts (*Typha*, *Butomus*). Chez les *Potamogeton* et les *Elodea*, le réseau offre un développement minimum, car on ne trouve plus, à l'insertion des racines adventives, que quelques cellules vasculaires courtes.

Le réseau radicifère, dont l'existence est générale chez les Monocotylédones, n'est pas formé, comme l'admettent MM. Falkenberg et de Bary, par l'épanouissement des faisceaux de la racine sur la tige. Il est indépendant de ces faisceaux, car, d'une part, il existe souvent en leur absence (*Acorus Calamus*, *Monstera*, *Scindapsus*), et, d'autre part, son tissu formateur ne dépend pas de celui qui constitue les faisceaux de la racine et les faisceaux de la tige.

Les lignes qui précèdent expriment les rapports généraux des racines adventives avec la tige qui les porte, chez la plupart des Monocotylédones.

Mais on rencontre des dispositions différentes dans quelques familles.

Dans un premier groupe, renfermant les Monocotylédones pourvues d'un méristème secondaire (*Dracæna*, *Cordyline*, *Yucca*, *Beaucarnea*, *Crinum*, *Agave*, *Aloe*, etc.), les faisceaux des racines s'insèrent toujours sur les faisceaux secondaires, mais, au lieu de rester à la périphérie du corps ligneux, ils le pénètrent plus ou moins profondément.

Ce mode d'insertion doit être ramené au cas général précédemment examiné.

On observe, en effet, qu'à leur origine les faisceaux de la racine se rattachent aux faisceaux secondaires périphériques et sont par conséquent superficiels; mais, par suite de l'activité persistante du méristème secondaire, leur insertion est recouverte par les formations ligneuses constituées plus tardivement.

Ces formations ligneuses, sans relation avec les feuilles, et qui contractent d'étroites connexions avec les racines adventives, représenteraient un réseau radicifère très développé, lequel, tout en conservant son rôle primitif de servir d'intermédiaire entre les racines et la tige, constituerait fréquemment

un appareil de soutien pour les plantes où il est développé.

D'un autre côté, les Pandanées, quelques Palmiers, et, à un degré moindre, les Cyclanthées, nous offrent des dispositions plus éloignées du type général pour l'insertion des racines. Chez ces plantes, le système fasciculaire qui relie les racines à la tige est formé par des faisceaux sinueux qui partent de la surface d'insertion de la racine sur le corps central de la tige, s'insinuent à travers les faisceaux communs et pénètrent profondément dans ce dernier; la plupart de ces faisceaux se dirigent obliquement en haut et s'accolent enfin aux faisceaux communs.

Parallèlement à l'existence de ces faisceaux, on constate une réduction considérable du réseau radicifère.

Il me paraît utile de rappeler que le mode particulier d'insertion des racines adventives sur les tiges de *Pandanus*, mode qu'on retrouve pour l'insertion des racines latérales que portent ces racines adventives, coïncide avec l'existence d'une structure compliquée du cylindre central de celles-ci.

C'est chez les Pandanées qu'on trouve les exemples les plus nets de cette pénétration des faisceaux de la racine dans la tige, disposition qui exclut la formation du réseau radicifère superficiel, si peu développé dans les espèces de cette famille. D'ailleurs, cette forme de l'insertion de la racine est reliée, par de nombreux intermédiaires, à la forme générale signalée plus haut (Cyclanthées, Palmiers).

VI. Développement des racines adventives. — Les racines adventives, et le réseau caractéristique qui les unit au corps central de la tige, apparaissent après l'évolution des faisceaux communs.

Ils se développent aux dépens de l'assise périphérique du corps central, remplacée à ce moment par plusieurs assises constituant une couche génératrice particulière. Cette couche est la continuation, dans la tige, du péricambium de la racine principale, ainsi que le démontre l'examen des plantules de germination (*Iris sibirica*, *Pardanthus chinensis*, *Gladiolus*

communis, *Triglochin maritimus*, *Funkia ovata*, *Ruscus aculeatus*, *Livistonia chinensis*).

Elle diffère du péricambium, parce que son activité, au lieu d'être bornée, comme dans la racine, à l'évolution des radicelles, détermine en outre la formation du réseau radicifère, dont l'existence est générale chez les Monocotylédones. Aussi, pour distinguer cette couche génératrice du péricambium, et dans le but d'abréger les descriptions, ai-je proposé de l'appeler couche *dictyogène* (1).

J'examinerai rapidement l'évolution de la couche dictyogène :

1° Chez les Monocotylédones où le réseau radicifère est superficiel ;

2° Chez les Monocotylédones pourvues d'un méristème secondaire ;

3° Chez les Pandanées.

1° *Monocotylédones où le réseau radicifère est superficiel.* — L'ébauche des racines latérales se constitue, à l'ordinaire, de très bonne heure à la périphérie du corps central, lorsque les tissus qui composent cette région achèvent leur différenciation (rhizomes divers : *Iris*, *Acorus*, *Hedychium*, *Convallaria* ; tige des Graminées, Commélynées).

Dans quelques cas, elles se forment assez loin du méristème primitif (bulbes de *Crocus*, *Gladiolus*, *Antholyza* et *Iris Xyphium*).

Quoi qu'il en soit, on voit les cellules qui composent l'assise extérieure aux faisceaux communs subir des divisions nombreuses, le plus souvent tangentielles ; les assises cellulaires ainsi constituées ont leurs cellules assez régulièrement superposées en files radiales appuyées sur les faisceaux communs. En même temps, les cellules internes de l'écorce continuent à se cloisonner plus ou moins activement en direction tangentielle, et déterminent la formation de files radiales très régu-

(1) *Comptes rendus*, juin 1880.

lières, qui alternent ordinairement avec les files radiales engendrées par l'assise périphérique.

Il est possible de distinguer les deux couches ainsi constituées, car elles ne présentent pas la même apparence; en effet, les cellules formées par l'activité de la couche dictyogène s'organisent aussitôt en cordons de procambium, pour constituer les faisceaux du réseau radicifère, tandis que les cellules corticales forment par leur ensemble un tissu homogène.

Pendant que les assises extérieures du corps central s'organisent à l'état de véritable méristème, constituant la couche dictyogène, on voit, en certains points, ces mêmes cellules se diviser plus activement et par des cloisons orientées dans tous les sens ; elles déterminent alors la formation de mamelons coniques très surbaissés, et, comme les cellules de l'écorce qui coiffent ces mamelons se divisent activement, elles contribuent à augmenter la masse des cellules jeunes qui les constituent.

Ces mamelons représentent les ébauches des racines adventives, qui, par suite d'une différenciation précoce, apparaissent bientôt avec leurs régions principales : coiffe, parenchyme cortical et cylindre central.

Autant qu'il m'a été possible de l'observer sur quelques exemples (*Convallaria maialis*, *Sisyrinchium striatum*, *Ruscus aculeatus*, *Zea Mays*), la coiffe de la jeune racine est formée aux dépens des cellules corticales internes de la tige, tandis que le parenchyme cortical et le cylindre central sont produits par la couche dictyogène.

A ce degré de différenciation, c'est-à-dire quand la couche dictyogène a organisé, à l'état procambial, les faisceaux du réseau, et que les ébauches de racine sont individualisées, deux choses peuvent avoir lieu. Ou bien l'évolution des racines et des tissus accessoires se poursuit intégralement (*Sisyrinchium*, rhizomes d'*Acorus*, d'*Iris*, etc.) ; dans ce cas, en pratiquant des sections transversales de la tige sur toute la région terminale, on rencontre les racines à tous les états de développement.

Ou bien, et c'est un cas fréquent, il se produit un arrêt de développement après la constitution de l'ébauche de la racine (formée seulement de parenchyme), pendant que les tissus voisins subissent l'accroissement intercalaire et prennent leurs caractères définitifs. Aussi à ce moment, et sur des fragments de tige très éloignés du sommet, rien ne trahit à l'extérieur l'existence de ces racines latentes, souvent en grand nombre (Pandanées, *Zea Mays* et autres Graminées, *Spironema* et autres Commélynées, *Convallaria maialis*, bulbes *d'Antholyza*, de *Crocus*, etc.). C'est seulement quand les conditions extérieures sont favorables, que la couche dictyogène achève son évolution, et que les racines adventives apparaissent au dehors. Cette reprise de l'activité cellulaire peut se produire à une grande distance de la région où les formations similaires se constituent à l'état d'ébauche (*Bambusa*, *Zea Mays*, *Spironema*, etc).

En tous cas, la différenciation en tissus durables suit la même marche.

On voit se former, dans la couche dictyogène et en direction centrifuge, les faisceaux du réseau radicifère. Ces faisceaux sont constitués, à leur partie interne, par des cellules vasculaires courtes, rayées ou ponctuées, et à leur partie externe, par quelques cellules libériennes étroites.

Le point végétatif des racines adventives, par son activité propre, allonge peu à peu l'axe de celles-ci dans le parenchyme cortical, et aussitôt les faisceaux du cylindre central s'y forment d'abord à la base, en s'appuyant sur les faisceaux du réseau avec lesquels ils se mettent en continuité. Par suite de cette végétation de la racine au sein du parenchyme cortical, les cellules de l'écorce, immédiatement en contact avec la coiffe et d'abord continues avec celle-ci, perdent leur contenu, qui est peu à peu résorbé, et sont refoulées au dehors.

Il est important de remarquer que les faisceaux du réseau ont pour foyer d'activité la couche dictyogène, tandis que les tissus de chaque racine adventive sont sous l'influence immé-

diate du point végétatif constitué pour chacune d'elles, et de bonne heure, à l'état de foyer d'activité cellulaire indépendant.

Le tissu cellulaire non employé à la formation des faisceaux du réseau reste parfois formé de cellules à parois minces dépourvues de méats, qui tranchent sur la masse générale des tissus environnants, par leurs faibles dimensions et l'absence d'amidon (*Æchmea fulgens*, *Musa*, etc.); mais il peut aussi se transformer en sclérenchyme par la formation de parois cellulaires épaissies, souvent ponctuées (*Agropyrum*, *Iris sibirica*, *Carex*, *Marica*, *Bambusa*, etc.).

En même temps que ces phénomènes s'accomplissent dans les assises extérieures du corps central, organisées à l'état de méristème spécial, les cellules corticales internes achèvent de se diviser, prennent leurs dimensions définitives, et l'assise interne se transforme ordinairement en *endoderme* pourvu des plissements caractéristiques.

Cette assise est bien à rattacher à l'écorce, car ses cellules sont, au moins à l'origine, en concordance avec les files cellulaires internes du parenchyme cortical, et alternent au contraire avec celles de la couche dictyogène qui la limitent en dedans.

L'endoderme conserve parfois indéfiniment ses plissements latéraux (*Acorus*, *Monstera*, *Hedychium*, *Iris*, *Aphodelus*); fréquemment ses parois s'épaississent toutes fortement, sauf la paroi externe (*Luzula maritima*, *Agropyrum*, *Iris pseudo-Acorus*, *I. sibirica*, *Marica Northiana*, etc.). L'existence de cet endoderme est assez générale dans l'appareil végétatif souterrain; cependant il existe des plantes où cette formation ne se constitue pas avec ses caractères normaux (*Polygonatum*, *Arum*, *Calla*, *Phajus*, *Butomus*).

Toujours simple quand il présente les plissements caractéristiques, l'endoderme peut être formé de deux ou trois assises, dont les cellules ont leurs parois uniformément épaissies, et il offre alors une moins grande régularité (*Vanilla planifolia*, *Alstrœmeria Ligtu*).

La séparation du corps central et de l'écorce, qu'il est par-

fois difficile d'indiquer dans les tiges aériennes, est toujours très nette dans celles qui possèdent les racines adventives, car elle est formée par le réseau radicifère et par l'endoderme.

Lorsque le réseau radicifère est interrompu dans les entre-nœuds, l'endoderme se continue fréquemment seul, sans interruption, sur toute la longueur de la tige (*Convallaria*, *Paris*, *Eleocharis*, etc.).

2° *Monocotylédones avec méristème secondaire.*

Dans les plantes examinées jusqu'ici, la couche dictyogène organise seulement un réseau superficiel destiné à mettre les racines en communication avec la tige, et le terme de l'activité de cette couche génératrice est indiqué par l'apparition de l'endoderme.

Chez quelques espèces, la couche dictyogène conserve son activité un peu plus longtemps, et détermine la formation de plusieurs zones de faisceaux en connexion avec les racines adventives que la plante développe (*Crinum*, *Agave*, *Aloe*). Aussi, dans ces plantes, l'insertion des racines adventives est-elle située, suivant leur âge, à des zones de faisceaux plus ou moins profondes.

Au bout d'un certain temps, l'apparition de l'endoderme sur l'assise interne de l'écorce indique le terme de l'activité de la couche dictyogène (*Aloe vittata*, *A. umbellata*, *Gasteria*, etc.).

Mais chez les *Yucca*, *Dracæna*, *Cordyline*, le méristème secondaire conserve pendant toute la vie de la plante son activité, et détermine la formation de faisceaux secondaires, qui contractent avec les racines adventives les relations que celles-ci possèdent avec le réseau radicifère de la plupart des Monocotylédones.

Le méristème secondaire, toujours actif, des *Dracæna*, des *Yucca*, etc., pourrait alors être rapproché de la couche dictyogène, si l'on remarque :

1° Que ces deux couches formatrices se développent aux dépens de l'assise périphérique du corps central, qui est la continuation dans la tige du péricambium de la racine ;

2° Que les faisceaux résultant de leur activité, indépendants des feuilles, servent d'intermédiaires entre le système fasciculaire de la racine et celui de la tige ;

3° Que la nature des éléments qui constituent ces faisceaux est la même, puisque ces faisceaux contiennent des vaisseaux ponctués, rayés, réticulés, etc.

Cette comparaison montre que la couche génératrice des Monocotylédones arborescentes ne constitue pas une production anormale pour les plantes de cette classe, elle représente un méristème dont l'existence est générale. Mais ce méristème, au lieu de se borner à constituer les racines adventives, prendrait, chez les *Dracæna* et les *Yucca*, un développement exagéré, car il servirait à constituer l'appareil de soutien de la tige de ces plantes.

3° *Pandanées.*

Le mode d'insertion particulier aux racines des Pandanées amène une réduction considérable du réseau radicifère, et malgré l'absence d'un accroissement en épaisseur, favorise la formation de plantes arborescentes.

Le développement des tissus suit la marche générale, jusqu'à la formation des mamelons représentant les ébauches des racines. A ce moment, on voit les cellules polyédriques du parenchyme intercalé aux faisceaux du corps central, et tout près des mamelons constituant les jeunes racines, repasser à l'état de cellules formatrices. Ces cellules se divisent par des cloisons nombreuses, parallèles à la direction des mailles du parenchyme, et constituent bientôt des cordons de faisceaux à l'état procambial qui s'allongent peu à peu, par l'adjonction de cellules nouvelles, de la périphérie au centre.

Quand tous ces cordons de procambium sont formés, la racine s'est individualisée au sein du parenchyme cortical, et il survient alors une période de vie ralentie dont la durée est variable.

A la reprise de l'activité cellulaire, la transformation à l'état

durable des faisceaux de procambium suit une marche inverse de celle de leur apparition.

C'est d'abord dans la région centrale, aux points où ils touchent les faisceaux communs, que la lignification commence, puis elle gagne peu à peu, à la périphérie, la base de la jeune racine, en même temps que le corps central de celle-ci constitue ses faisceaux vasculaires.

Grâce à l'apparition de nouvelles racines sur la tige, les matières nutritives sont absorbées en plus grande quantité; par suite, le point végétatif de chaque plantule s'élargit peu à peu, et le nombre des faisceaux communs qu'il constitue augmente régulièrement.

C'est par ce mécanisme, qui exclut le développement d'un méristème secondaire, que la tige des Pandanées et de quelques Palmiers peut acquérir un diamètre considérable.

En résumé, on peut, au point de vue anatomique, aussi bien qu'au point de vue physiologique, distinguer deux sortes de tiges chez les Monocotylédones :

Les tiges sans racines adventives, servant de support aux organes reproducteurs ou aux organes d'assimilation, d'une part; et, d'autre part, les tiges végétatives qui développent toujours, outre les feuilles, des racines adventives.

Les premières sont caractérisées par l'existence d'un grand nombre de cellules à parois épaissies, constituant le système mécanique de ces tiges et indiquant leur rôle de support. L'écorce, généralement étroite, est parenchymateuse, car le système mécanique est développé surtout dans le corps central, à la fois sous la forme d'arcs ou d'anneaux fibreux enveloppant les faisceaux, et sous la forme d'une gaine prosenchymateuse développée aux dépens des assises extérieures du corps central, et constituant une masse résistante.

La structure de ces parties de tige offre une grande constance, soit que l'on examine la hampe florale des *Agave* et des Liliacées, ou le régime des Palmiers, etc.

Dans les tiges à racines adventives, c'est-à-dire les appareils

végétatifs, le système mécanique est peu ou pas développé, mais l'assise périphérique du corps central joue un rôle important, car elle constitue l'assise génératrice du méristème au sein duquel se développent les racines et le système conducteur qui les rattache à la tige. En même temps, l'assise corticale interne prend des caractères particuliers, et forme l'assise limitante appelée endoderme.

Le système conducteur servant de lien entre les faisceaux des racines et ceux de la tige, offre deux dispositions différentes :

La plus générale consiste dans la formation d'un réseau, le réseau *radicifère*, qui enveloppe le corps central sur une étendue variable et sur lequel viennent s'appliquer les terminaisons des faisceaux communs.

Dans la seconde disposition, caractéristique des Pandanées et d'un certain nombre de Palmiers, le système conducteur, au lieu de rester superficiel, pénètre, de la base des racines, plus ou moins profondément dans le corps central ; cette disposition exclut la formation du réseau radicifère et, malgré l'absence de formations secondaires, permet aux tiges de ces plantes d'acquérir des dimensions souvent considérables.

EXPOSÉ DES RECHERCHES.

Dans l'exposé de ces recherches, j'ai remplacé la description par familles, qui m'exposait à de nombreuses redites, par l'examen de différents types de structure chez les Monocotylédones. J'examinerai ensuite les modifications introduites dans ces types de structure par les conditions extérieures : d'une part, les simplifications corrélatives de la vie aquatique chez certaines plantes; d'autre part, le perfectionnement qu'on rencontre chez quelques Monocotylédones arborescentes dont la structure, mieux comprise, ne paraîtra plus une anomalie dans la classe.

Les plantes qu'il convient d'étudier d'abord sont celles qui possèdent des racines sur toute l'étendue de leur tige souterraine, que leur région végétative soit entièrement souterraine (*Iris*, *Sisyrinchium*, *Musa*), ou présente une partie souterraine et une partie aérienne (*Ruscus*, *Hedychium*, *Curcuma*, etc.).

I. — MONOCOTYLÉDONES A TIGE SOUTERRAINE PORTANT DES RACINES SUR TOUTE SON ÉTENDUE.

1. — *Examen des tissus à l'état adulte.*

Structure de la partie souterraine. — Le rhizome d'*Iris sibirica*, que nous prendrons d'abord comme exemple, grêle, noueux, est entièrement couvert par les bases des feuilles qui s'y sont développées, et porte, surtout à sa face inférieure, de nombreuses racines adventives qui s'étendent sans interruption jusqu'au sommet.

Si l'on pratique une coupe transversale du rhizome, dans la région où les tissus ont acquis leurs dimensions définitives, on reconnaît à un faible grossissement : le corps central du rhizome renfermant un nombre considérable de faisceaux concentriques, et l'écorce dont les assises extérieures sont transformées en suber. La séparation de ces deux régions est indiquée, avec une grande netteté, par une assise régulière de cellules dont les quatre parois radiales et la tangentielle interne sont fortement épaissies et lignifiées ; ces cellules prennent, sur la coupe, la forme en V, caractéristique de l'endoderme de beaucoup de aacines.

Le corps central renferme, noyés dans un parenchyme dont les cellules sont gorgées d'amidon, des faisceaux concentriques constituant les faisceaux communs, plus serrés à la périphérie qu'au centre, où ils laissent un espace libre, la moelle. Les faisceaux communs, à la périphérie, n'atteignent jamais l'endoderme et laissent entre eux et cette dernière assise, des faisceaux très réduits coupés obliquement : ces faisceaux vasculaires sont formés de quelques cellules libériennes vers

l'extérieur et de un ou deux vaisseaux ponctués vers l'intérieur. De temps à autre, on voit quelques-uns de ces faisceaux s'appliquer au devant ou à côté d'un faisceau commun périphérique avec lequel ils communiquent par apposition simple.

Les faisceaux dont nous parlons sont, le plus souvent, dans une région âgée de la tige, réunis en une masse commune par la lignification des cellules de parenchyme qui les séparent.

L'écorce, assez réduite, ne renferme que les faisceaux, coupés obliquement, qui se rendent aux feuilles, et la gaine qui la sépare du corps central est interrompue pour le passage de ces faisceaux foliaires. Le parenchyme qui compose l'écorce est formé de cellules gorgées d'amidon, et au milieu de ces dernières on en rencontre beaucoup qui renferment un gros cristal d'oxalate de chaux.

On ne peut, sur les rhizomes âgés de cette plante, isoler, par la dissection, les faisceaux qu'elle contient, car la lignification du parenchyme soude en une masse compacte les faisceaux situés contre l'endoderme. Mais, en examinant les coupes transversales et tangentielles pratiquées dans des régions plus jeunes, on reconnaît que les faisceaux situés à la périphérie et coupés obliquement dans une section transversale, forment un réseau enveloppant le corps central, et superposé aux terminaisons inférieures des faisceaux communs.

Si, ce qui est fréquent, les coupes observées présentent une insertion de racine, on constate que son système fasciculaire se continue avec le réseau périphérique sans contracter de relations avec les faisceaux communs ; les mêmes préparations montrent la continuité de l'endoderme de la racine et de l'endoderme de la tige, fait sur lequel M. Falkenberg avait déjà appelé l'attention.

Enfin, sur des préparations faites avec un état plus jeune du rhizome, l'endoderme se présente avec ses caractères normaux, c'est-à-dire que les parois radiales de ses cellules sont pourvues de plissements.

Telle est la structure de la partie souterraine de la tige.

Comparons à cette structure celle de la partie aérienne qui

apparaît au moment de la floraison et qui est toujours dépourvue de racines.

2. — *Structure de l'appareil reproducteur ou aérien dépourvu de racines.*

L'*Iris Guldenstædtiana*, ainsi que la plupart des *Iris*, peut nous servir d'exemple. Une coupe transversale du pédoncule floral (fig. 11, pl. 9) montre un corps central très développé entouré d'une écorce étroite. Le corps central renferme seul les faisceaux, qui sont tous collatéraux, l'écorce en est dépourvue.

Le parenchyme du corps central est formé de cellules polyédriques au centre même de l'axe, puis, à mesure qu'on s'avance vers la périphérie, la dimension des cellules diminue en même temps que leurs parois s'épaississent et se lignifient, de sorte qu'au voisinage de l'écorce, elles forment une masse de tissu lignifié englobant les faisceaux libéroligneux extérieurs.

Cette masse constitue à la périphérie du corps central un anneau à contour extérieur nettement accusé, car le parenchyme cortical conserve dans toute son épaisseur des cellules à parois relativement minces. L'endoderme fait toujours défaut. La limite entre le corps central et l'écorce est formée par le contour externe de l'anneau ligneux. Cet anneau représente la *gaine externe* (*Aussenscheide*) de M. Falkenberg.

La structure que je viens de décrire pour l'appareil végétatif souterrain de l'*Iris sibirica* et son appareil reproducteur temporaire, structure qu'on retrouve chez toutes les Iridées à rhizome, se rencontre aussi chez la plupart des Monocotylédones, soit que leur appareil végétatif reste complètement souterrain (Cypéracées : *Scirpus*, *Carex*; Joncées : *Luzula*; Astéliées, Typhacées; quelques Aroïdées : *Colocasia*; Juncaginées; Hypoxydées : *Hypoxis sobolifera*, etc.), ou qu'il soit en partie souterrain et développe alors seul les racines adventives, et en partie aérien, et porte les organes d'assimilation (Zingibéra-

cées, Cannacées, Smilacées, Dioscorées, quelques Orchidées: *Epipactis*, *Cephalanthera;* Liliacées : *Anthericum*, etc.).

On retrouvera plus loin la description de la structure de la tige souterraine et de la tige aérienne pour les *Hedychium coronarium* (pl. 11, fig. 20), *Ruscus aculeatus* (pl. 9, fig. 15, 16, 17), *Sisyrinchium striatum* (pl. 10, fig. 12, 13, 14), *Zingiber officinale* (pl. 11, fig. 24).

Ainsi, dans l'appareil végétatif aérien, organe d'assimilation, ou dans l'appareil reproducteur, c'est-à-dire dans les tiges sans racines adventives, nous constatons l'existence du corps central et de l'écorce séparés l'un de l'autre par un anneau de cellules allongées fortement épaissies, formé aux dépens des assises extérieures du corps central, et constituant l'appareil de soutien pour cette partie de la plante; tandis que la partie souterraine de la tige présente, à la surface du corps central, un système de faisceaux anastomosés en réseau, constituant le lien vasculaire entre les racines et la tige; ce système particulier de faisceaux, que je propose de désigner sous le nom de *réseau radicifère*, est protégé par l'endoderme qui se forme aux dépens de l'assise corticale interne.

3. — *Développement des tissus à partir du point végétatif.*

Avant de faire une étude particulière du réseau radicifère, il est nécessaire d'examiner le développement des tissus aux dépens du méristème primitif. Une coupe longitudinale du sommet, parallèle au plan principal des feuilles, chez l'*Iris sibirica* (pl. 9, fig. 5), nous fournira d'utiles renseignements.

Le point végétatif montre l'épiderme distinct jusqu'à l'extrême sommet, et ayant par conséquent ses initiales propres; le massif cellulaire qu'il recouvre se décompose en deux assises sous-épidermiques régulières, et une masse centrale formée de files cellulaires rayonnant en éventail du sommet vers la base dans toute l'étendue de la coupe. Cette disposition laisse supposer, outre les initiales de l'épiderme, l'existence de cellules initiales distinctes pour les assises sous-épidermi-

ques et pour la masse centrale. Je ne puis pour l'instant préciser davantage, me proposant d'étendre mes recherches sur ce point.

Quoi qu'il en soit de l'origine du massif de méristème recouvert par l'épiderme, la disposition des cellules qui le composent est bientôt troublée par l'apparition des feuilles.

En effet, avant que ces organes soient accusés par un renflement latéral sur le cône végétatif, leur ébauche est indiquée en b^1 par des cloisonnements perpendiculaires à la surface de celui-ci ; ces cloisons apparaissent non seulement dans l'épiderme, mais aussi dans les deux assises sous-épidermiques et quelques-unes des files centrales disposées en éventail. Quand ces cloisonnements ont cessé, la direction de la croissance change dans la région où ils ont eu lieu : d'abord parallèle à la surface, elle est maintenant dirigée perpendiculairement à la surface du cône végétatif, de sorte qu'elle dégage peu à peu de celui-ci les bourrelets foliaires. Ces bourrelets b^2, dès qu'ils sont accusés au dehors, croissent plus vite sur leur face externe que sur celle qui est contiguë à la tige, de sorte qu'ils encapuchonnent le point végétatif et le protègent.

La coupe longitudinale étudiée montre tous les états de développement de la feuille.

C'est seulement quand les feuilles se sont dégagées du méristème primitif sous la forme de bourrelets latéraux, que la section de la tige commence à se diviser en deux régions : une région centrale *c* et une région périphérique *ec*, cette dernière passant insensiblement au parenchyme des feuilles.

La séparation de la tige en ces deux régions est indiquée par l'apparition, à peu de distance de la périphérie, de plusieurs assises cellulaires *m* où le cloisonnement, plus actif que dans les autres régions, a lieu surtout en direction tangentielle, tandis qu'au centre le cloisonnement s'effectue dans tous les sens.

L'apparition des cloisons tangentielles détermine, dans la région périphérique, la formation d'assises régulières perpendiculaires à la surface conique de la tige, et se continuant avec les assises du parenchyme foliaire vers l'extérieur, tandis

qu'elles se confondent insensiblement avec les assises à peu près horizontales de la région centrale. Il en résulte que, dans toute l'étendue de la tige, les assises cellulaires sont assez régulièrement disposées en cuvette.

Malgré l'apparition de ces assises à cloisons tangentielles qui déterminent deux régions, il est impossible de trouver une ligne de démarcation précise entre la région centrale et la région périphérique, de sorte que la division de la tige en ces régions est pressentie plutôt qu'indiquée.

Mais cette distinction imparfaite n'existait pas au sommet, et l'on ne saurait retrouver au voisinage de celui-ci des initiales particulières pour les assises à cloisons tangentielles, car en suivant ces dernières jusqu'au point végétatif, on constate que ces assises s'évanouissent au voisinage de la région où les ébauches des feuilles se constituent, et qu'il n'en existe plus trace au point végétatif même.

La différenciation du méristème primitif en tissus durables est assez tardive chez l'*Iris sibirica*, et nous ne trouvons dans la coupe figurée aucune indication pour l'ébauche du tissu conducteur.

Le point végétatif du *Curcuma elata*, où la différenciation est plus précoce, nous montre (pl. 11, fig. 23) l'arrangement des tissus au sommet et l'ébauche des feuilles, semblables à ce que nous avons décrit pour l'*Iris sibirica*, avec cette différence que le nombre des cellules initiales paraît plus réduit. Après la constitution des ébauches foliaires, la distinction entre la région périphérique *ec* et la région centrale *c* est toujours indiquée par l'apparition des assises à cloisons tangentielles *m*.

On voit une feuille b^1, dont l'ébauche est annoncée par le cloisonnement des cellules du méristème en cette région, sans qu'aucune protubérance trahisse à l'extérieur cet appendice; tandis que la feuille b^2 est déjà apparente sous la forme d'un bourrelet. Les cellules de la région centrale *l*, situées à la base de ce bourrelet foliaire, sont orientées de telle sorte que leurs cloisons soient parallèles à une ligne oblique allant de la base de la feuille b^2 à la partie opposée de la tige. Ces cellules for-

ment plusieurs rangées qui viennent se confondre avec les assises à cloisons tangentielles séparant la tige en deux régions.

Elles représentent l'ébauche d'un des faisceaux libéroligneux qui se rendent aux feuilles, faisceaux qui traversent la tige de part en part, et dont j'ai déjà fait connaître l'existence dans l'*Acorus Calamus*.

C'est en effet dans ces cellules que le cloisonnement qui précède la formation des faisceaux de procambium aura lieu, cloisonnement dirigé parallèlement à l'axe d'orientation des cellules primitives dans lesquelles il se produit. On voit en effet, un peu plus bas dans la coupe, un faisceau de procambium constitué et se dirigeant dans la feuille b^3, après avoir abandonné le côté de la tige opposé à celui sur lequel cette feuille est insérée.

Les faisceaux destinés à chaque feuille ne suivent pas tous la marche que je viens d'indiquer, ce sont seulement les faisceaux médians (deux généralement); les autres se constituent aux dépens de la région de la tige couverte par les feuilles auxquelles ils sont destinés et décrivent alors la double courbe caractéristique.

La même coupe montre, à la base, et indiquée par un trait plus fort, la limite qui sépare l'écorce du corps central, limite obtenue en remontant des régions de la tige où la différenciation est achevée vers le sommet.

Enfin la figure 10, planche 9, montre l'aspect général du point végétatif de l'*Iris sambucina* en septembre; on y voit se former le pédoncule floral, déjà constitué par quatre entrenœuds, tandis que les bourgeons *b* et b^1 vont, en se développant, continuer la tige souterraine.

On peut remarquer que chaque feuille reçoit dans la coupe, au moins deux faisceaux : l'un, *f*, provenant du côté de la tige sur lequel la feuille est insérée; l'autre, f^1, provenant du côté opposé et traversant la tige de part en part pour aboutir à la feuille.

Il n'est pas inutile de faire remarquer la différenciation très

précoce de l'appareil reproducteur; cet appareil est constitué au mois de septembre et ne s'épanouira qu'au printemps de l'année suivante.

Étudions maintenant la différenciation complète des tissus dont nous venons de voir l'arrangement dans le point végétatif.

La différenciation commence à la fois dans la région centrale et dans la région périphérique.

Dans la région centrale, elle a lieu au centre même, où apparaissent les faisceaux de procambium dirigés tous perpendiculairement à la surface d'insertion des feuilles, et s'avançant peu à peu dans le parenchyme de celles-ci, à mesure qu'elles se développent. C'est donc la partie la plus profonde des faisceaux fibro-vasculaires qui apparaît d'abord. Puis la différenciation gagne progressivement la périphérie du corps central, et atteint la couche à plusieurs assises où les cloisons tangentielles sont nombreuses; alors se dégagent peu à peu du méristème, le parenchyme et les terminaisons inférieures des faisceaux communs.

Pendant ce temps, les feuilles ont grandi et la différenciation, qui avait commencé dans l'écorce au lieu même de leur insertion, a envahi progressivement les couches profondes de celle-ci.

Si, dans cette région, on fait la coupe transversale de la tige, et je prendrai comme exemple l'*Asphodelus luteus* (pl. 12, fig. 30), cette coupe offre à l'examen : le corps central *c* où les faisceaux communs *f* sont constitués à l'état d'ébauches (dans quelques-uns les vaisseaux spiralés sont déjà formés), et l'écorce *ec*, séparés par une couche à plusieurs assises de cellules *m* en voie de division active. La distinction de ces parties est rendue plus nette par la présence de l'air dans les méats intercellulaires au sein des régions périphérique et centrale, où la différenciation est presque achevée, tandis qu'il n'y a pas d'air dans la zone intermédiaire, qui conserve sa transparence au milieu des régions voisines opaques.

Cette zone transparente *m* représente le dernier vestige du

méristème primitif, qui persiste plus longtemps à la limite de de la région centrale et de la région périphérique. A partir de ce moment, le développement varie suivant qu'on étudie une tige produisant des racines ou un appareil reproducteur.

1° *Tiges sans racines.* — Si la tige examinée est reproductrice (hampe florale d'Iris, de Lis, etc.) ou forme une tige aérienne portant les feuilles (*Ruscus*), les différenciations centrifuge de la région périphérique et centripète de la région centrale se poursuivent sans interruption et régulièrement. Aussi, bientôt, les deux processus de différenciation se touchent, et la tige a acquis ses dimensions définitives.

L'*écorce* est la région périphérique de la tige caractérisée parce que la différenciation s'y effectue en direction centripète; le *corps central* est la région caractérisée parce que la différenciation s'y effectue en direction centrifuge.

Dans quelques cas (spadice d'*Acorus Calamus*, pédoncules floraux des *Crocus*, tiges aériennes de quelques Aroïdées (*Philodendron*), le parenchyme de l'écorce et celui du corps central sont formés de cellules semblables, et il n'existe aucune limite précise entre ces deux régions, car l'anneau de méristème, qui les délimitait nettement pendant le développement, a disparu.

Mais, le plus souvent, les cellules extérieures du corps central, différenciées les dernières, épaississent et lignifient fortement leurs parois, et constituent la gaine prosenchymateuse qu'on rencontre chez la plupart des tiges aériennes quand celles-ci sont des supports d'appareils reproducteurs (pédoncules floraux des Iridées, Liliacées, etc.), ou quand elles représentent de simples organes d'assimilation (*Ruscus*, *Smilax*, *Asparagus*, etc.).

M. Falkenberg a distingué, avec beaucoup de soin, les variations qui s'accomplissent dans ces tiges aériennes, cela me permettra de ne pas insister davantage sur cette question. Je me borne à faire remarquer que les dispositions qu'il a décrites pour quelques hampes florales ou tiges aériennes sont très générales.

Chez les appareils végétatifs souterrains, la différenciation

définitive se complique de l'apparition, à la limite de l'écorce et du corps central, des racines adventives et du réseau qui les unit aux faisceaux communs.

Avant d'étudier les modifications qu'apporte à la structure de la tige le développement de ces organes, on me permettra de présenter quelques observations suggérées par les descriptions précédentes.

Les cellules de méristème qui composent le sommet de la tige offrent des initiales toujours distinctes pour l'épiderme, et un nombre variable d'initiales pour le massif cellulaire recouvert par l'épiderme. On ne trouve jamais au sommet même, l'indication des deux régions principales de la tige : *écorce* et *corps central*.

C'est seulement après la constitution des ébauches foliaires, qu'une première séparation se trahit à la vue par l'apparition, entre les deux régions, d'une couche annulaire où persiste en dernier lieu le méristème primitif, et où se forment, très tard dans les tiges végétatives, les racines adventives. Aussi la limite précise entre l'écorce et le corps central ne peut-elle être fixée que quand la différenciation des tissus est presque achevée.

Dans ces conditions, nous sommes conduits à rejeter, pour la tige, les termes de *périblème* et de *plérome* proposés par M. Hanstein.

En effet, ces termes désignent deux régions de tissus, distinctes de bonne heure au sein du méristème primitif, ayant leurs initiales ou cellules mères propres, et qui, par leur évolution individuelle, fournissent, l'un toute l'écorce, l'autre le corps central. Mais puisque le corps central et l'écorce ne sont pas distincts dans la tige, même à une grande distance du sommet, puisque la séparation existe seulement lorsque l'évolution des tissus est achevée ou presque achevée, les termes de périblème et de plérome ne sauraient convenir.

On ne peut davantage accepter la conception de M. Russow, dans laquelle ce botaniste distingue au sein du méristème terminal trois régions génératrices : l'*existème*, le *mésistème*,

et l'*endistème*, fournissant respectivement l'écorce, le système des faisceaux et la moelle.

Il faudrait, pour accepter une semblable systématisation des tissus, démontrer que les trois régions précitées sont nettement et toujours séparées jusqu'au sommet, ce qui n'existe pas. D'ailleurs il suffit, pour comprendre les inconvénients de la division du méristème terminal en ces différentes régions, de faire remarquer qu'un même faisceau fibro-vasculaire tirerait son origine des trois zones à la fois. Si l'on se reporte à la figure 23, planche 11, du sommet de *Curcuma elata*, ou à la figure 10, planche 9, du sommet d'*Iris sambucina*, on verra que les faisceaux (*f'* et *f*) qui traversent la tige de part en part pour se rendre aux feuilles situées du côté opposé à celui qui contient leurs terminaisons inférieures, devraient être divisés en quatre parties ayant chacune une origine spéciale.

Mais si l'on rejette les idées de MM. Hanstein et Russow, il faut cependant remarquer que l'écorce et le corps central, non individualisés jusqu'au sommet, forment toujours, au bout d'un certain temps, deux régions bien distinctes. Comment alors définira-t-on les termes d'écorce et de corps central? Quels seront les caractères anatomiques qui permettront d'indiquer la limite entre les deux régions que ces termes désignent?

Ainsi qu'on l'a vu plus haut, l'écorce est la région périphérique de la tige caractérisée par un développement centripète; tandis que le corps central est caractérisé par un développement centrifuge.

Où est la limite entre ces deux régions?

Pour ce qui concerne les tiges sans racines, et sauf quelques cas où l'écorce passe insensiblement à la région centrale quand l'évolution est achevée (*Crocus*, pédoncules floraux d'*Acorus*), la limite entre le corps central et l'écorce est formée par le contour externe de la gaine de cellules lignifiées qui apparaît si fréquemment, et se constitue aux dépens des assises extérieures du corps central.

Il nous reste à indiquer cette limite pour les tiges à racines.

2° *Tiges pourvues de racines adventives.* — Auparavant, nous devons étudier l'évolution définitive de ces tiges, évolution qui se termine par la constitution de la couche génératrice des racines.

Sisyrinchium striatum. — Le développement des tissus au sommet de la tige dans cette espèce confirme ce que nous avons exposé chez l'*Iris sibirica* et le *Curcuma elata.* Nous bornerons notre examen à la région où le corps central, déjà bien constitué, est séparé de l'écorce par une couche de méristème où le cloisonnement s'effectue surtout en direction tangentielle.

Les cellules, qui composent les assises de cette couche immédiatement appliquées contre les terminaisons inférieures des faisceaux communs, se cloisonnent à ce moment dans toutes les directions, et organisent des cordons de procambium courant obliquement à la surface des faisceaux communs en formant un réseau. Pendant ce temps, l'écorce achève de se former aux dépens des assises externes de la même couche (1). Bientôt, l'assise appliquée contre les faisceaux du réseau à l'état procambial développe un endoderme. Cette assise doit être envisagée comme l'assise corticale interne, tandis que les parties du méristème qui ont organisé les faisceaux de procambium sont à rapporter au corps central, et représentent le méristème particulier que j'ai proposé d'appeler *couche dictyogène.* Les cellules de l'endoderme sont,

(1) A ce moment on peut déjà, sur des coupes longitudinales et sur des coupes transversales, fixer avec une assez grande certitude la limite de l'écorce et du corps central. En effet, les cellules qui prennent part à la formation de l'écorce contiennent des grains d'amidon ; ces grains remplissent complètement les cellules, ou sont localisés sur les faces inférieure et supérieure (dans les coupes longitudinales) ; leur diamètre est d'autant plus petit qu'on s'avance davantage vers l'intérieur. D'autre part, les cellules qui composent l'assise périphérique du corps central ne contiennent jamais d'amidon. Elles se détachent sur les coupes, par leur transparence, des cellules corticales rendues opaques par la présence de l'amidon.

Cette localisation de l'amidon est très générale ; elle m'a été parfois utile pour délimiter l'écorce et le corps central dans certaines coupes.

en effet, toujours en concordance avec celles de l'écorce, tandis qu'elles alternent avec celles de la couche dictyogène.

En certains points, une multiplication très active des cellules de la couche dictyogène a lieu, et provoque la formation de mamelons qui représentent l'ébauche des racines adventives. En même temps, les cellules corticales internes contribuent aussi à l'édification de ces mamelons; mais, tandis que les cellules de la couche dictyogène organisent le cylindre central et le parenchyme cortical de la jeune racine, les assises corticales internes contribuent à en former la coiffe *cf*. Il est relativement facile d'observer ce fait en suivant, sur la coupe, toutes les assises cellulaires à partir des points où l'endoderme commence à apparaître. Si l'on remarque, en outre, que la coiffe est une formation centripète, tandis que le corps de la racine est, par rapport à la tige sur laquelle il s'insère, une formation centrifuge, on trouvera régulière cette origine double de la racine, puisque l'écorce est à développement centripète, tandis que les assises extérieures du corps central ont un développement centrifuge.

Quoi qu'il en soit de leur origine, les racines, dès qu'ellês se sont constituées avec leurs régions caractéristiques, ne subissent dans leur évolution, chez le *Sisyrinchium*, aucun arrêt de croissance, et elles s'échappent bientôt à travers l'écorce. Pendant ce temps, le réseau radicifère lignifie ses faisceaux, d'abord aux points où ceux-ci touchent les faisceaux communs, points où s'effectue la communication entre les faisceaux des traces foliaires et le système de la racine; puis, la lignification gagne peu à peu la périphérie, et plus tard envahit la base de la racine pour progresser peu à peu vers son sommet.

C'est au moment où les racines se constituent, que l'endoderme commence à se différencier du parenchyme cortical. Ses cellules sont irrégulières (fig. 14, *end*, pl. 10), et leurs parois conservent les plissements latéraux.

Le *Marica Northiana* offre avec beaucoup de netteté les circonstances de l'apparition de l'endoderme et les modifications qu'il subit plus tard.

Une coupe transversale, pratiquée dans la région jeune, à la limite de la région centrale *c* et de la région périphérique *ec*, ne montre aucun vestige de cette assise spéciale. Les faisceaux (fig. 7, pl. 9) communs *f* sont déjà distincts à l'état de cordons de procambium; dans quelques-uns on voit même les cellules spiralées différenciées, mais on n'aperçoit encore aucune ébauche des formations radicifères. Les assises cellulaires *m*, qui se trouvent en dehors des faisceaux communs les plus extérieurs, forment un parenchyme à peine distinct du tissu conjonctif du reste de la coupe.

Un peu plus bas (fig. 8), l'endoderme *end* existe avec ses plissements caractéristiques, tandis que l'assise comprise entre l'endoderme et les faisceaux communs s'est multipliée par des cloisons tangentielles et a constitué un méristème nouveau, la couche dictyogène, dans le sein duquel s'organisent à l'état procambial les faisceaux du réseau *fr*.

On peut s'assurer, en même temps, que les cellules de l'endoderme alternent assez régulièrement avec les assises cellulaires de la couche dictyogène, et sont, au contraire, en superposition radiale avec les cellules internes de l'écorce, dont quelques-unes ont subi un cloisonnement en direction tangentielle, dernier vestige de l'activité du méristème primitif.

Ces rapports de l'endoderme avec les tissus voisins confirment l'opinion qu'avait déjà exprimée M. Falkenberg, et que je partage : à savoir, que l'endoderme représente l'assise corticale interne, et ne dépend pas du corps central. On trouvera d'ailleurs plus loin de nouvelles confirmations de cette opinion.

Cet endoderme ne conserve pas toujours ses caractères. Bientôt (fig. 9, pl. 9), les parois de ses cellules s'épaississent et prennent la forme en V (1). En même temps, quelques-unes

(1) Quand l'endoderme est définitivement constitué, ses parois se colorent uniformément par la fuchsine ou la purpurine; mais si l'on fait agir d'abord la potasse avant le réactif colorant, la paroi se laisse décomposer en une lamelle moyenne, inaltérée par l'alcali, et prenant une coloration rose intense par la

des cellules qui composent les assises externes du corps central lignifient également leurs parois, de sorte que les faisceaux du réseau radicifère et l'endoderme sont soudés en une masse commune, ce qui rend difficile la dissection du réseau radicifère.

On voit ainsi que l'anneau de méristème primitif, qui persiste assez longtemps entre l'écorce et le corps central, se transforme peu à peu en tissus durables, et achève de constituer les couches internes de l'écorce et les couches externes du corps central.

La plupart des cellules qui contribuent à former l'écorce se transforment directement en cellules de cette dernière région, sans subir de nouvelles divisions, ou n'en subissent que peu; on voit s'organiser, au contraire, dans les cellules formant l'assise extérieure aux faisceaux communs, un nouveau méristème qui tient sous sa dépendance l'évolution des racines et du système vasculaire qui les attache à la tige.

Il existe cependant des plantes chez lesquelles la différenciation dernière du méristème primitif est accompagnée d'un cloisonnement actif dans la région destinée à fournir l'écorce (*Asphodelus luteus*, *Strelitzia*, *Musa paradisiaca*).

Si nous examinons, par exemple, des coupes transversales d'*Asphodelus luteus*, pratiquées en descendant du sommet de la tige souterraine vers sa base, nous trouvons à une certaine distance du sommet, la coupe qui a été précédemment examinée (fig. 30, pl. 12) et qui montre déjà différenciés l'écorce *ec* et le corps central *c*; mais, entre les deux régions, il existe une couche de cellules *m* en voie de division, constituant un anneau de tissu clair et représentant l'anneau du méristème pri-

fuchsine, et deux lamelles latérales, gonflées au point d'envahir presque toute la cavité de la cellule. Elles se colorent faiblement en rose.

Ces caractères se retrouvent partout, toutes les fois que les cellules de l'endoderme sont fortement épaissies; ils sont communs aux cellules qui composent l'arc fibreux des faisceaux. — Le traitement successif par la potasse et la fuchsine permet en outre de distinguer les véritables vaisseaux des cellules à parois épaissies, qui accompagnent si souvent ceux-ci dans les faisceaux des Monocotylédones.

mitif qui persiste entre l'écorce et le corps central. La figure 31 montre une partie de la coupe plus grossie ; on peut constater que les cellules du méristème primitif continuent à se cloisonner en direction tangentielle, mais le cloisonnement n'est pas très important.

Un peu plus bas et dans la région où naissent les racines (fig. 32, pl. 12), le cloisonnement devient très actif dans toute l'épaisseur de ce tissu incomplètement différencié. Il en résulte que non seulement le corps central, mais aussi l'écorce, s'accroissent ainsi par l'effet de ce cloisonnement important. La couche dictyogène a, dans cette espèce, une importance très grande, car elle développe quinze ou vingt assises radiales de parenchyme, au milieu duquel se trouvent plongés les faisceaux du réseau. Les divisions qui précèdent la différenciation dernière de l'écorce sont aussi très nombreuses ; aussi les cellules du parenchyme cortical sont-elles, dans sa partie interne, distribuées en séries radiales très régulières, comme le montre la figure 32 qui appartient à la région où le cloisonnement a acquis une grande intensité.

Quand les racines sont constituées à l'état d'ébauche, l'endoderme apparaît avec ses plissements caractéristiques dans l'assise corticale, qui s'est différenciée la dernière.

Ainsi, en résumant ce que nous avons vu jusqu'ici concernant le développement des tissus au sommet végétatif des tiges en voie de croissance, nous constatons qu'après l'ébauche des bourrelets foliaires que la tige développe, le méristème primitif, formé à l'origine d'un tissu homogène, se différencie en deux régions, l'une centrale et l'autre périphérique, par la localisation du cloisonnement en direction tangentielle au sein d'une couche à plusieurs assises située entre ces deux régions.

Comme la transformation des cellules de méristème à l'état de cellules durables commence à la fois au centre de la tige et à la périphérie, pour progresser de ces points, en direction opposée, vers les assises à cloisons tangentielles, il arrive bientôt que celles-ci forment, un peu plus bas dans la tige, un anneau

de tissu générateur séparant la région centrale de la région périphérique déjà différenciées.

Cet anneau constitue le reste du méristème primitif, il se réduit peu à peu à mesure que la différenciation progresse, et finit par s'évanouir.

Il est important de remarquer qu'à aucun moment on ne trouve de limite précise entre cet anneau de méristème et les régions déjà différenciées. Il est donc impossible d'accorder à cette région une existence indépendante comme méristème spécial, et de l'appeler avec M. Sanio un *anneau d'épaississement*, ou avec M. Guillaud un *périméristème*.

Dans les tiges aériennes, sans racines adventives, constituant les appareils reproducteurs, ou portant à la fois les organes d'assimilation et les fleurs, la transformation du méristème primitif en tissus durables s'accomplit avec une grande régularité, et, tandis que les assises externes de la couche de méristème, qui persiste longtemps, se transforment progressivement en parenchyme cortical, les assises internes, après l'individualisation des faisceaux communs, constituent, à la périphérie du corps central, une gaine de prosenchyme.

Mais dans les tiges souterraines qui développent les racines, il se constitue, immédiatement en dehors des faisceaux communs, aux dépens du méristème primitif encore actif, une assise génératrice dont les cloisonnements détermineront la formation du méristème secondaire ou couche dictyogène, au sein duquel s'organisent les racines et le système de faisceaux anastomosés qui les relie à la tige.

Ce méristème, qui succède au méristème primitif sans aucun temps d'arrêt, dure plus ou moins longtemps à la périphérie du corps central; en même temps, l'écorce achève sa différenciation, qui est terminée, au plus tard, au moment où le réseau radicifère est constitué.

Dans certains cas, la différenciation de l'écorce est rapide et n'est précédée que par des cloisonnements sans importance (*Marica*, *Convallaria*, *Paris*, *Carex*, etc.). L'écorce est alors constituée par un parenchyme homogène dont les cellules sont

agencées sans régularité. Dans d'autres cas, au contraire, la différenciation de l'écorce, qui s'achève pendant la constitution des racines, est précédée d'un cloisonnement en direction tangentielle assez actif, de sorte que le parenchyme cortical hétérogène se laisse diviser en une partie externe, formée de bonne heure, à cellules sans régularité, et en une région interne dont les cellules sont régulièrement disposées en files radiales. C'est par ce cloisonnement tardif de l'écorce que certaines plantes (*Asphodelus*, *Musa*, *Strelitzia*, etc.) accroissent beaucoup celle-ci.

Sous le terme de périméristème, M. Guillaud a donc confondu la différenciation dernière du méristème primitif, la constitution du méristème spécial qui préside à la formation des racines, et le cloisonnement tardif de l'écorce corrélatif de l'évolution de ce méristème.

Nous pouvons encore citer, comme exemple du développement des tissus qui séparent le corps central de l'écorce, le *Musa paradisiaca*. Cette espèce présente une tige courte entièrement souterraine, et dont la région supérieure est recouverte par les bases des feuilles. Les racines se développent sur toute l'étendue de la tige et offrent une disposition [illegible] elles s'insèrent, généralement au nombre de [illegible] point de la tige, et leurs axes sont situés dans [illegible] tient l'axe de la tige ; elles présentent [illegible] d'inégale intensité.

Si l'on pratique des coupes longitudinales [illegible] remarque que le point végétatif [illegible] au cloisonnement intense qui [illegible] due au méristème primitif [illegible] tangentielles [illegible] acquiert bientôt [illegible] ce moment [illegible]

La transformation [illegible] donc lieu [illegible] phases [illegible] dans [illegible]

sens ; pendant la seconde phase, le cloisonnement se localise, par suite d'une différenciation précoce de la région centrale et de la région périphérique, dans une région intermédiaire de la tige. Ce cloisonnement, peu actif dans les tiges grêles (*Iris sibirica*, *Sisyrinchium*, *Marica*, *Carex*), est très important dans l'*Asphodelus luteus* (fig. 31, pl. 12), le *Musa paradisiaca* et autres Musacées (fig. 25, 26, 27, pl. 11), car il permet à la tige d'acquérir son diamètre définitif.

M. Sanio (1) a très bien étudié dans les *Ruscus* cette différenciation dernière de la tige, mais il la rattache au jeu d'un anneau d'épaississement, au lieu de la considérer comme le dernier vestige du méristème primitif. Or, on ne peut retrouver les initiales de cet anneau d'accroissement au point végétatif, puisqu'il s'évanouit à la base des ébauches des feuilles.

La planche 11 (fig. 25, 26, 27) montre dans le *Musa* l'évolution du réseau radicifère dont l'apparition précède la différenciation définitive de la tige. La figure 25 offre en *f* les terminaisons inférieures des faisceaux communs ; en dehors de celles-ci, le cloisonnement s'opère en diverses directions au sein des assises radiales internes, pour constituer la couche dictyogène *m*, tandis que l'écorce achève de se former en *ec*. La figure 26 montre, constitués à l'état procambial, les faisceaux du réseau *fr* avant que les faisceaux communs les plus extérieurs soient différenciés. Enfin, la figure 27 représente les faisceaux du réseau constitués définitivement ; ces faisceaux *fr*, collatéraux, sont formés à la partie interne par des vaisseaux rayés, à la région externe par quelques cellules libériennes. Enfin, l'endoderme que nous avons toujours rencontré jusqu'ici, n'existe pas avec ses caractères habituels, mais on le rencontre chez d'autres Musacées (*Heliconia speciosa*, *Strelitzia augusta*).

4. — *Examen des plantules de germination.*

Les racines et le réseau qui les unit à la tige sont formés aux dépens d'une assise génératrice constituée par l'assise périphé-

(1) Sanio, *loc. cit.*, p. 357.

rique du cylindre central. Tels sont les faits que j'ai exposés avant de connaître les résultats publiés par M. Falkenberg.

Pour achever de les mettre en évidence, il convient d'examiner le développement de ces organes dans les plantules en voie de germination.

La figure 1, planche 9, représente une coupe longitudinale d'une plantule de germination d'*Iris sibirica*, pourvue de deux feuilles épanouies, se nourrissant encore au moyen de sa racine principale. On voit le cylindre central de cette dernière s'évaser peu à peu et passer insensiblement au corps central du rhizome, pendant que les faisceaux de la racine se modifient et préparent le passage de la racine à la tige décrit par M. Gérard. Ce passage s'effectue, chez beaucoup de Monocotylédones, plus lentement que cet observateur ne l'a affirmé (1).

En pratiquant des coupes transversales dans toute l'étendue de cette plantule, on obtient les divers intermédiaires du passage de la tige à la racine. Les trois coupes (fig. 2, 3, 4), correspondant aux niveaux XX' $X_1X'_1$ $X_2X'_2$, sont seules intéressantes à examiner. La figure 2 passe dans la racine et montre les quatre lames vasculaires et les quatre ilots libériens dont se compose le pivot; entre ceux-ci et l'endoderme pourvu de ses plissements caractéristiques, se trouve le péricambium formé d'une assise cellulaire.

La figure 3 montre déjà des modifications importantes : les vaisseaux et le tissu libérien sont orientés suivant des plans parallèles au plan principal des feuilles. Dans la tige même, au milieu du tissu conjonctif qui n'existait pas plus bas, on voit quelques vaisseaux isolés en relation avec les faisceaux du cotylédon, et de chaque côté une lame de tissu vasculaire renforcée extérieurement par un segment de tissu criblé. L'assise péricambiale est encore simple, mais l'endoderme, dont les cellules offrent toujours les plissements caractéristiques, offre çà et là des cloisons tangentielles. Dans la figure 4, le passage est achevé, et le tissu conducteur est dissocié en

(1) Gérard, *Recherches sur le passage de la racine à la tige* (*Ann. sc. nat.*, 6e série, t. XI, 1881).

faisceaux libéroligneux orientés à la manière normale; on voit en *v* les faisceaux du cotylédon. Mais l'assise péricambiale n'est plus simple, les cellules qui la composent se sont cloisonnées tangentiellement une ou deux fois, et ont constitué une couche de méristème, dans laquelle se forment bientôt des faisceaux à direction oblique, anastomosés en réseau, et des racines adventives destinées à remplacer la racine primaire dont l'existence est de courte durée: cette couche de méristème constitue ce que j'ai proposé d'appeler la couche dictyogène. En même temps, les cellules corticales internes n'ont pas encore pris les caractères de l'endoderme, car elles subissent de nombreux cloisonnements pendant l'évolution de la couche dictyogène. C'est seulement quand les faisceaux du réseau sont constitués à l'état procambial et que les jeunes racines sont déjà individualisées sous la forme de mamelons coniques, que l'endoderme apparaît sur l'assise corticale interne, excepté aux points où se trouvent les cônes radiculaires.

On doit donc, d'après ce qui précède, considérer la couche dictyogène des tiges souterraines comme un méristème issu de l'assise périphérique du cylindre central, continuant dans la tige le péricambium de la racine, et par suite, considérer l'endoderme qui protège les formations issues de son activité comme l'équivalent de l'endoderme de la racine, c'est-à-dire comme une différenciation spéciale de l'assise corticale interne.

Nous nous bornerons à constater la généralité de cette formation particulière, car il est impossible de fixer avec certitude son rôle physiologique et les causes de son apparition.

Dans le but de vérifier les faits qui viennent d'être exposés pour l'*Iris sibirica*, j'ai examiné les plantules de germination d'un grand nombre de Monocotylédones, et j'y ai retrouvé les mêmes faits : c'est-à-dire la continuation de l'endoderme de la racine dans celui de la tige et la continuation de l'assise péricambiale de la racine par l'assise périphérique, assise génératrice de la couche dictyogène de la tige. Il n'y a à noter que quelques différences secondaires : passage de la tige et de la racine très court dans certaines plantes (Commélynées,

Cypéracées); développement précoce des racines adventives (*Triticum, Canna*), qui sont constituées déjà dans l'embryon.

Je citerai notamment comme d'excellents objets de démonstration les espèces suivantes: *Funkia ovata, Marica Northiana, Pardanthus chinensis, Commelyna communis, Typha angustifolia, Triglochin palustre, Asphodelus luteus, Arum italicum, Gladiolus communis.*

J'insisterai sur l'examen d'une plantule de germination de *Ruscus*. Dans cette espèce, le passage de la structure de la racine à celle de la tige s'effectue très lentement, et l'on peut en saisir toutes les phases, en même temps qu'on s'assure de la continuation du péricambium de la racine par l'assise périphérique du corps central de la tige.

Des coupes transversales, pratiquées dans la tige, montrent (fig. 19, pl. 10) l'endoderme *end*, dont les cellules sont pourvues des plissements caractéristiques; cet endoderme recouvre l'assise périphérique dont les cellules alternent ordinairement avec les siennes, comme on l'observe toujours dans la racine. Cette assise périphérique *n* est devenue génératrice, en certains points au moins, car on voit apparaître dans ses cellules des cloisons tangentielles; ces cloisons déterminent la formation du méristème ou couche dictyogène qui préside à la formation des racines.

Dans les mêmes préparations d'une plantule de germination, on trouve parfois des racines en voie de formation; la figure 18, planche 10, présente une ébauche de ces organes. Le cloisonnement s'est effectué avec intensité dans la couche dictyogène, et a déterminé la formation d'un mamelon cellulaire. En même temps, les assises internes de l'écorce (deux ou trois) se sont cloisonnées au devant du mamelon radiculaire et ont contribué à augmenter sa masse; mais tandis que, d'une part, elles forment toute la coiffe *cf*, d'autre part, la couche dictyogène a constitué le cylindre central *o* et le parenchyme cortical *q* de la racine, qui sont à peine indiquées dans le dessin que je représente.

Pendant que s'organise un centre de croissance pour la jeune racine, qui va croître désormais dans une direction

perpendiculaire à la tige, quelques cellules de l'écorce *cl*, qui se trouvent en face de l'ébauche de la racine, perdent leur contenu, s'aplatissent et forment, au-devant du mamelon de racine, un croissant de cellules mortes. La mort gagnant progressivement les cellules qui sont en dehors, celles-ci s'aplatissent également et laissent ainsi grandir librement, au milieu de l'écorce, la jeune racine, jusqu'au moment où celle-ci se fait jour au dehors et s'accroît dans l'air.

Le *Ruscus aculeatus* nous offre encore un sujet important d'observation. La figure 15, planche 10, montre une coupe longitudinale d'une plantule de germination qui a développé des rameaux aériens, pendant que la tige souterraine se constitue; cette coupe est pratiquée dans la région où la pousse aérienne s'insère sur le rhizome.

Le corps central renferme un certain nombre de faisceaux; il présente à droite le point végétatif, tandis qu'à gauche on voit une ébauche de racine. Dans la partie souterraine de la tige, le corps central est limité par l'endoderme, dont les cellules n'offrent pas la régularité qu'on observe dans le *Marica* ou l'*Iris sibirica* (fig. 16, pl. 10). Dans la tige aérienne, l'endoderme fait défaut, mais les faisceaux les plus extérieurs du corps central sont noyés dans un anneau de prosenchyme lignifié, dont les cellules sont nettement séparées, en dehors, du parenchyme cortical, tandis qu'elles se transforment graduellement, vers l'intérieur, en parenchyme médullaire non lignifié et à parois minces (fig. 17, pl. 10).

Mais on peut s'assurer que l'anneau lignifié des rameaux aériens est constitué aux dépens des assises extérieures du corps central, et que l'écorce n'y prend aucune part, car sur la coupe longitudinale, on voit l'endoderme, qui revêt la région centrale de la partie souterraine, se continuer à la base de la pousse aérienne sur un court espace, et recouvrir alors les cellules lignifiées qui constituent l'organe de soutien de ces pousses.

Cette observation vient confirmer d'une manière décisive

l'opinion émise déjà par M. Falkenberg (1) que la gaine du corps central de la tige chez les Monocotylédones est double par son origine : tantôt elle est formée par l'assise corticale interne (*Rindenscheide*) et correspond alors à notre endoderme, tantôt elle est due à la lignification des cellules les plus extérieures de la région centrale et constitue alors la *gaine externe* (*Aussenscheide*) dont on vient de voir l'indépendance complète vis-à-vis de l'écorce.

5. — *Réseau radicifère ; sa disposition et sa structure.*

Pour terminer l'exposé du type général de structure, nous examinerons les produits de la couche dictyogène et particulièrement le réseau radicifère.

Ainsi que je l'ai déjà indiqué plus haut, les coupes transversales ou longitudinales de la tige montrent que les faisceaux qui ont pris naissance dans le méristème formé par le cloisonnement de l'assise périphérique, sont coupés obliquement, et, par suite, courent à la surface du corps central dans toutes les directions en formant un réseau.

Il fallait isoler ce réseau pour reconnaître ses dispositions générales. Je suis arrivé à isoler le réseau par la dissection et l'emploi de réactifs colorants.

En général, le procédé qui réussit le mieux consiste à faire bouillir longtemps le fragment de plante dans une lessive de potasse caustique pour désagréger complètement les grains d'amidon et ramollir les tissus.

Après lavage à grande eau, on enlève au pinceau et à l'aide des aiguilles, le parenchyme cortical jusqu'à la surface du corps central ainsi mis à nu. En laissant séjourner la préparation quelques minutes dans la fuchsine ammoniacale, on obtient, après lavage à l'eau, une préparation dans laquelle les faisceaux sont colorés en rose et se détachent sur le fond jaunâtre des tissus. La figure 21 (pl. 11) représente un fragment du corps

(1) Falkenberg, *loc. cit.*, p. 129.

central d'*Hedychium coronarium*, préparé par la méthode qui vient d'être indiquée.

On trouve à la périphérie du corps central, d'abord les terminaisons inférieures des faisceaux communs *f*, qui s'anastomosent en formant un réseau à mailles étroites et allongées suivant l'axe du rhizome; en certains points, ces mailles s'élargissent beaucoup et forment des fentes en boutonnières *b* que traversent les faisceaux des traces foliaires pour se rendre aux feuilles.

Immédiatement en dehors de ces terminaisons des faisceaux communs, on aperçoit le réseau radicifère *fr*, dont les mailles irrégulières recouvrent tout le corps central, en laissant libres les boutonnières qui servent au passage des faisceaux des traces foliaires. Ce réseau constitue un certain nombre des soleils dont les rayons s'anastomosent, chaque soleil *r* représentant la base d'insertion d'une racine adventive. Ce réseau est formé par des vaisseaux et du tissu criblé; les vaisseaux sont formés, le plus souvent, d'un ou de deux vaisseaux rayés toujours fermés, qui s'appliquent par leurs extrémités sur les faisceaux communs. La dissection ne peut pas montrer la disposition du tissu libérien, car l'ébullition par la potasse a tout altéré. Mais les coupes transversales du rhizome dans cette région (fig. 20, pl. 11) montrent que le tissu libérien *l* est disposé contre l'endoderme *end*, dont il est parfois séparé par une assise de cellules assez grandes.

Ce tissu libérien forme des plages d'étendue variable dans lesquelles se trouvent noyés les vaisseaux rayés, de sorte que, si ces derniers sont nettement disposés en réseau, on ne pourrait trouver la même disposition pour le liber, dont toutes les parties sont confluentes en une couche continue à la périphérie du corps central. Si l'on compare cette région de la tige d'*Hedychium* aux dessins que figure M. Van Tieghem pour l'*Acorus gramineus*, on sera frappé de leur ressemblance. Ces deux régions offrent donc à l'observateur, non plus des faisceaux en voie de formation, comme l'indique M. Van Tieghem au sujet de l'*Acorus gramineus*, mais le tissu conducteur servant

de lien entre les racines et la tige, tissu dissocié en faisceaux anastomosés.

Il suffit, pour s'assurer que cette zone n'est plus une zone génératrice, d'observer que l'on n'y trouve pas de cellules en voie de cloisonnement, comme cela devrait être si cette couche de méristème était encore en activité. M. Falkenberg, en critiquant l'existence d'une zone génératrice incomplète ou complète chez certaines Aroïdées, ne s'est pas rendu compte (1) de la véritable signification des faisceaux dans cette région ambiguë.

En effet, s'il reconnaît avec netteté que chez les Monstérinées (*Scindapsus multijugus*), les faisceaux incomplets de la zone appelée génératrice par M. Van Tieghem, sont constitués par le squelette fasciculaire des racines adventives, il s'est mépris sur la nature des faisceaux analogues de l'*Acorus Calamus*, car il les considère comme les terminaisons inférieures des faisceaux communs, et assimile à ce point de vue le rhizome d'*Acorus Calamus* au rhizome de *Typha*.

Cette opinion ne peut être admise, j'ai montré (2) chez l'*Acorus* la disposition du réseau radicifère, et l'examen des coupes transversales du rhizome de cette plante montre une complète analogie avec les coupes représentées de l'*Hedychium coronarium*.

Pour toutes les Aroïdées décrites par M. Van Tieghem, les faisceaux de la zone dite génératrice représentent donc le réseau vasculaire qui unit les racines à la tige. J'ai vérifié le fait pour un grand nombre d'Aroïdées, et j'y reviendrai plus loin en examinant la structure des tiges aériennes.

Le réseau radicifère peut être isolé par les procédés que j'ai indiqués chez un grand nombre de Monocotylédones. On peut employer encore pour obtenir ce résultat le procédé par macération. On favorise, dans l'eau où sont placés des fragments de rhizome, le développement du *Bacillus Amylo-*

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 112 et suiv.

(2) L. Mangin, *Relations anatomiques entre la feuille, la tige et l'axe floral chez l'*Acorus Calamus (*Bull. Soc. des sciences.* Nancy, 1879).

bacter (1), et après lavage et coloration par la fuchsine, on obtient des préparations très démonstratives ; ce procédé a l'inconvénient d'exiger beaucoup de temps, la destruction des tissus étant très lente.

Je signalerai notamment les rhizomes de *Ruscus*, de *Polygonatum*, de *Colocasia*, d'*Iris*, de *Pardanthus*, etc., comme des exemples remarquables pour l'étude du réseau radicifère.

On éprouve quelquefois des difficultés à isoler le réseau, notamment quand la gaine est complètement lignifiée, et que les cellules extérieures du corps central, interposées aux faisceaux du réseau, sont transformées en sclérenchyme. Il est alors nécessaire de s'adresser à des régions plus jeunes.

Comment les racines s'insèrent-elles sur le réseau? M. Falkenberg admet que les faisceaux de la racine s'épanouissent en rayonnant dans toutes les directions et, après une course flexueuse plus ou moins longue, s'accolent aux faisceaux communs.

M. Falkenberg considère cette disposition comme absolument générale et figure, pour la rendre plus saisissante, un schéma (2).

La généralité du mode d'insertion admis par M. Falkenberg est contestable, ainsi qu'on le verra par l'étude des Pandanées, mais en outre, on doit concevoir les choses d'une manière différente. Les faisceaux libériens et ligneux de la racine, chez le *Scindapsus pinnatus* par exemple, restent séparés les uns des autres, et, au point où celle-ci se rattache au corps central de la tige, ces faisceaux se continuent par ceux du réseau en rayonnant dans tous les sens: les faisceaux libériens restent en dehors des faisceaux ligneux avec lesquels ils se superposent plus ou moins exactement.

(1) Cette Bactérie se nourrit, on le sait, tantôt de l'amidon contenu dans les tissus, tantôt de la cellulose qui forme le parenchyme interposé entre les faisceaux; par suite, elle dissocie ces derniers ou rend le parenchyme transparent.

(2) P. Falkenberg, *loc. cit.*, pl. 3, fig. 6.

Je considère le réseau comme une formation indépendante, car il existe chez l'*Acorus Calamus*, le *Ruscus aculeatus* et les Monstérinées, sur une étendue de tige souvent fort grande et dépourvue de racines.

Dans les tiges souterraines qui font l'objet de ces descriptions, le réseau radicifère se constitue toujours, à la périphérie du corps central de la tige, indépendamment de l'apparition des racines dont l'évolution est un peu plus tardive, et qui se forment en des places indéterminées sans qu'on puisse présicer encore les causes de leur apparition.

Chez toutes les Monocotylédones à tige souterraine portant des racines, celles-ci ne s'insèrent jamais directement sur les faisceaux communs, le réseau radicifère représente toujours l'intermédiaire entre les vaisseaux de la racine et ceux de la tige.

M. de Bary (1) a bien indiqué que, chez le *Carex hirta*, le faisceau de racine s'applique simplement à l'un des faisceaux périphériques du cylindre de la tige ; mais je ne puis accepter cette opinion, car l'examen de coupes transversales du rhizome de cette plante permet de constater, entre les faisceaux communs les plus extérieurs et l'endoderme lignifié, des faisceaux plus réduits, constitués par un îlot de liber et quelques vaisseaux, qui représentent le réseau sur lequel viennent s'insérer les lames vasculaires et les îlots libériens de la racine. Je n'ai pas vu ces derniers faisceaux s'appliquer directement aux faisceaux communs du rhizome.

Il est utile de signaler, à la surface d'insertion de la racine, la transformation fréquente du tissu conjonctif central en parenchyme lignifié, dont les cellules sont à parois épaissies et ponctuées, parenchyme qui englobe les faisceaux libériens et ligneux de la racine en une masse commune, au moment où ceux-ci vont se continuer dans les faisceaux du réseau. Il en est ainsi dans le *Carex hirta*, le *Ruscus aculeatus*, par exemple,

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 327.

et cette disposition a pu faire croire à une insertion directe du faisceau de la racine sur les faisceaux communs, car le tissu conjonctif lignifié disparaît au niveau de ceux-ci.

La nature des faisceaux du réseau radicifère est variable, et M. de Bary (1) a déjà indiqué leur structure. D'après lui, les éléments cellulaires courts dominent dans ces vaisseaux, et cette circonstance indique qu'ils se sont constitués après la différenciation des tissus et l'accroissement intercalaire. Mais le fait n'est pas absolument général, car dans l'*Hedychium*, ces éléments sont assez allongés.

D'une manière générale, on peut dire que les vaisseaux du réseau ont la même nature que ceux des faisceaux communs sur lesquels ils s'appliquent, et qui évoluent les derniers dans chacun de ces faisceaux. Ils ne sont jamais annelés ou spiralés et constituent à l'ordinaire des vaisseaux fermés.

On rencontre les vaisseaux du réseau radicifère rayés, chez l'*Hedychium coronarium*, le *Curcuma elata*, le *Zingiber officinale*, le *Musa paradisiaca*, l'*Heliconia speciosa*, l'*Asphodelus luteus*, l'*Hypoxis sobolifera*, le *Cyclanthus bipartitus*.

Ils sont ponctués et à parois épaissies chez les *Ruscus aculeatus*, *R. Hypoglossum*, *Convallaria maialis*, *Barbacenia purpurea*, *Veratrum nigrum*, *Apicra tortuosa*, *Aloe umbellata*, *Zea Mays*, *Bambusa mitis*, *Yucca gracilis*, *Iris Sibirica*, *Agave americana*, *Carex hirta*, *Limodorum abortivum*, etc.; réticulés chez l'*Æchmea fulgens*, le *Calathea ruphibarbis*, le *Chamædorea fragrans*.

Ces vaisseaux s'appliquent aux faisceaux communs comme cela est indiqué (pl. 11, fig. 22), pour l'*Hedychium coronarium*, où l'on a représenté une portion du réseau radicifère obtenue par ébullition dans la potasse et par macération.

Les vaisseaux *f* représentent les terminaisons inférieures des faisceaux communs. Ils sont recouverts par le réseau radicifère *fr*, formé de vaisseaux rayés fermés, étroitement appli–

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 404.

qués, par groupes de deux ou trois, les uns contre les autres; de place en place un vaisseau se détache du réseau et vient s'appliquer sur les vaisseaux longitudinaux en s'aplatissant contre ceux-ci *u*. La communication est assurée ainsi entre les racines et les faisceaux communs.

Dans la figure, on n'a pas pu représenter le tissu libérien, car il est complètement détruit et dissocié par la macération et la dissection. Mais l'observation des coupes montre que les relations entre les faisceaux libériens du réseau et ceux des faisceaux communs sont identiques à celles que nous venons de voir pour les vaisseaux ligneux.

II. — MODIFICATIONS AU TYPE DE STRUCTURE GÉNÉRAL DES TIGES SOUTERRAINES.

1. — *Localisation des racines sur l'une des faces de la tige.*

Les tiges que nous avons examinées jusqu'ici présentent des racines sur toute leur surface et le réseau est uniformément développé. Mais dans beaucoup de cas, la tige est en contact avec le sol par la face inférieure ; dans ces conditions, les racines ne se développent qu'à la face inférieure. Déjà dans l'*Acorus Calamus*, quoique le réseau existe sur toute la périphérie de la tige, les racines se développent de préférence sur la face à moitié immergée dans la vase. De place en place cependant, on voit une racine se développer à la face supérieure.

Cette tendance à la localisation des racines sur la face inférieure est complètement accusée chez un certain nombre d'Iridées dont la tige rampe presque à fleur du sol, par exemple, dans les *Iris florentina*, *I. variegata*. On observe également le même phénomène chez l'*Æchmea fulgens*, le *Calamus Draco*, le *Chamædorea fragrans*.

Chez ces plantes, le réseau radicifère n'existe qu'à la face inférieure.

M. Guillaud (1) a bien signalé et figuré des faisceaux caulinaires sur la face inférieure du rhizome d'*Iris florentina*, mais, n'ayant trouvé aucune relation nécessaire entre ces faisceaux et l'existence des racines adventives, il n'a pas rattaché la localisation de ces faisceaux à leur cause occasionnelle : le développement des racines sur la face inférieure seule du rhizome.

Examinons l'*Æchmea fulgens* dans la partie souterraine de sa tige. Une coupe transversale de celle-ci, vue à un faible grossissement, permet de distinguer le corps central de l'écorce. Cette dernière est plus épaisse à la face inférieure qu'à la face supérieure, de sorte que le cylindre central est excentrique par rapport à l'axe de la tige. Le contour du cylindre central est nettement indiqué, à la face inférieure, par l'existence d'un nombre considérable de faisceaux qui courent horizontalement, faisceaux qui représentent le réseau sur lequel viennent s'insérer les nombreuses racines adventives que la tige développe dans cette région.

Sur la face supérieure, la limite du cylindre central et de l'écorce est indiquée seulement par l'agencement régulier des cellules corticales internes, en trois ou quatre assises superposées, qui viennent se placer contre la courbe joignant les faisceaux communs les plus externes. Il n'existe pas, sur cette face, de réseau, et les cellules de l'assise corticale interne ne prennent pas les caractères ordinaires de l'endoderme.

Les figures 33 et 34 de la planche 12 représentent des coupes pratiquées à la limite du cylindre central et de l'écorce, l'une à la face supérieure, l'autre à la face inférieure, et montrent que cette limite, nette dans les deux cas, est marquée d'une façon différente.

A la face supérieure, on reconnaît, en dehors des faisceaux communs les plus extérieurs *f*, quelques assises de cellules plus petites que celles qui composent le parenchyme de l'écorce ou du corps central. Ces cellules, où se voient encore çà

(1) *Loc. cit.*, p. 29 et fig. 4, 6, pl. 1.

et là des cloisons tangentielles, derniers restes de l'activité du méristème primitif, se distinguent encore par l'absence de grains d'amidon ou parce qu'elles renferment des grains d'amidon très petits, tandis que les cellules de l'écorce et du corps central renferment des grains d'amidon volumineux. La structure de ces grains est intéressante ; ils ont la forme ovoïde, mais l'une des extrémités de l'œuf présente une petite dépression dans laquelle se loge une petite masse protoplasmique sphérique, représentant sans doute le leucite qui forme l'amidon. Tous ces grains sont pourvus de leur masse protoplasmique, ainsi qu'on peut le reconnaître en colorant les coupes par l'hématoxyline.

En examinant la face inférieure de la tige (fig. 33, pl. 12), on reconnaît, en dehors des faisceaux communs les plus extérieurs, une couche épaisse de faisceaux obliques ou horizontaux formés, après la constitution des faisceaux communs, par l'activité de la couche dictyogène. Ceux de ces faisceaux qui sont coupés en section droite, sont constitués par quelques vaisseaux à parois lignifiées, en avant desquels se trouve un amas de tissu libérien. Les faisceaux coupés obliquement montrent la structure de leurs vaisseaux, qui sont fermés et dont les parois sont rayées.

C'est exclusivement sur le réseau formé par ces faisceaux que s'insèrent les lames vasculaires et les îlots libériens des racines si nombreuses que développe la tige dans cette partie.

L'endoderme qui revêt les racines jusqu'à leur base, ne se continue pas très loin, il se dissocie généralement, mais en suivant les files cellulaires, on peut le reconstituer sur la face inférieure et fixer ainsi la limite interne de l'écorce. M. Falkenberg a décrit la course étendue des faisceaux de la racine chez le *Nidularium rigidum* et l'*Æchmea fulgens* (1).

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 70 et 73, fig. 5, pl. 1.

2. — *Localisation des racines aux nœuds.*

Un certain nombre de tiges souterraines développent les racines adventives en des places déterminées, généralement aux nœuds, et tantôt uniformément tout autour du nœud (*Convallaria maialis*, *Calla palustris*, *Tradescantia virginica*, etc.), tantôt sur l'un des côtés seulement, là où se développent les bourgeons axillaires (*Eleocharis palustris*).

Prenons comme exemple parmi les plantes qui offrent cette disposition le *Convallaria maialis*.

La tige de cette plante, entièrement souterraine, se divise beaucoup. Elle forme un lacis de ramifications grêles pour la plupart et portant des racines aux nœuds seulement.

Examinée au printemps, elle offre deux sortes de bourgeons. Les uns, grêles et allongés, orientés horizontalement, représentent des bourgeons souterrains destinés à former de nouvelles ramifications à l'appareil végétatif: ces bourgeons ne portent que des écailles et les nœuds y sont assez espacés. D'autres bourgeons, ovoïdes, beaucoup plus gros que les précédents, sont affectés d'un fort géotropisme négatif et tendent à s'épanouir dans l'air. Ils représentent des bourgeons aériens destinés à développer et à supporter les feuilles vertes et les fleurs.

Une coupe longitudinale de ces derniers montre en effet l'inflorescenee déjà constituée, et les feuilles qui doivent s'épanouir un peu avant elle; ces organes sont enveloppés et protégés par des écailles nombreuses très rapprochées les unes des autres.

Examinons la structure du rhizome. En pratiquant une coupe transversale dans un entre-nœud, on distingue le corps central entouré d'une écorce très épaisse revêtue par l'épiderme. Le corps central renferme seul les faisceaux au nombre de quatorze à seize. La plupart, rassemblés à la périphérie, sont des faisceaux collatéraux, quelques-uns seulement, situés au centre ,représentent des faisceaux concentriques.

L'endoderme qui revêt le corps central est constitué par

une assise régulière, ininterrompue, de cellules fortement épaissies, et prenant la forme en V sur la coupe transversale. Quelquefois les cellules de cette gaine sont doubles.

Entre l'endoderme et les faisceaux communs, il existe une assise de cellules à parois minces (rarement deux assises), qui représente l'assise périphérique du cylindre central. Cette assise n'a subi dans les entre-nœuds aucune modification, puisqu'il ne se développe dans ces régions aucune racine.

Les coupes du rhizome, pratiquées à l'endroit d'un nœud, offrent à l'observation les mêmes régions que précédemment, mais, entre les faisceaux communs et l'endoderme, qui possède les mêmes caractères, on constate la présence d'un grand nombre de faisceaux horizontaux ou obliques qui s'anastomosent entre eux et forment une ceinture de faisceaux occupant toute l'épaisseur du nœud. C'est sur ces faisceaux que s'insèrent les nombreuses racines adventives qui se développent dans cette région.

Ces faisceaux sont constitués par des cellules vasculaires ponctuées, en dehors desquelles se trouvent quelques cellules libériennes; ces dernières sont immédiatement recouvertes par l'endoderme.

M. Guillaud, qui a donné une description de cette plante (1), considère l'endoderme, les faisceaux anastomosés des nœuds, et l'assise périphérique des entre-nœuds (méristémiforme de l'auteur), comme les produits issus de l'activité du périméristème, produits qui constituent la zone intermédiaire.

Mais l'étude du développement vient contredire ses conclusions, appuyées sur des documents incomplets.

Une coupe longitudinale (fig. 35, pl 12) d'un bourgeon souterrain nous offre tous les documents relatifs au développement des tissus. Le point végétatif même est constitué par l'épiderme, différencié toujours du reste des tissus, comme nous l'avons déjà vu chez l'*Iris sibirica*, le *Curcuma elata*, etc. Au-dessous de l'épiderme, se trouve une assise de cellules

(1) A. Guillaud, *loc. cit.*, p. 51-55 et 121, pl. 2, fig. 6.

qui double celui-ci, puis enfin un massif central, formé de files rayonnant du sommet vers la base de l'axe. Il y a donc ici au moins trois cellules mères des tissus de la tige.

Sur les côtés du mamelon formé par le cloisonnement continu des cellules mères, l'apparition des feuilles vient troubler l'agencement des cellules. Ces ébauches des feuilles sont déjà, comme à l'ordinaire, reconnaissables par la direction du cloisonnement interne en b_1, avant d'être reconnaissables au dehors sous la forme de bourrelets en b_2.

C'est au-dessous de la région où les feuilles sont constituées à l'état de bourrelets saillants, que le méristème primitif se différencie en cordons de procambium et en parenchyme. La transformation de ce méristème en tissus durables commence à la fois sous l'épiderme, dans la région corticale, et au centre même de la tige, pour envahir progressivement la section de celle-ci, excepté une zone séparant l'écorce du corps central. Cette zone, formée de plusieurs assises, où le cloisonnement s'effectue surtout en direction tangentielle, se distingue à ce moment des autres régions de la tige par sa transparence.

Elle n'est pas, comme M. Guillaud l'affirme, un tissu générateur nouveau, elle représente le dernier vestige du méristème primitif, car en examinant des régions de plus en plus jeunes de la tige, on passe graduellement, et par transitions insensibles, de cette zone jusqu'au méristème primitif, qui constitue seul le sommet de l'organe.

A ce moment, la constitution définitive s'opère d'une manière différente dans les entre-nœuds ou les nœuds.

Examinons d'abord les entre-nœuds (fig. 36 et 38, pl. 12), où l'on ne voit apparaître aucune formation nouvelle. Tandis que les faisceaux libéroligneux communs achèvent de se constituer, les cellules de la zone du méristème primitif, qui séparent à ce moment l'écorce du corps central, se divisent activement par des cloisons tangentielles dans la région qui confine à l'écorce et qui continue cette région, mais il reste ordinairement une assise extérieure aux faisceaux communs périphériques qui ne prend pas part au cloisonnement.

Cette assise représente l'assise périphérique du cylindre central, et les couches situées en dehors d'elle, où le cloisonnement est actif, représentent les couches internes de l'écorce.

Bientôt les plissements caractéristiques de l'endoderme, apparaissent sur l'assise la plus interne de ces couches; l'apparition de ces plissements coïncide avec la cessation du cloisonnement : l'entre-nœud est constitué définitivement.

Quelques changements peu importants viendront avec l'âge modifier cette structure, notamment l'épaississement des cellules de l'endoderme, qui prendront sur la section transversale la forme en V caractéristique.

Les cellules de l'endoderme, qu'elles possèdent des plissements ou que leurs parois soient épaissies, sont toujours en superposition radiale avec les cellules du parenchyme cortical, et alternent avec celles de l'assise périphérique intercalée entre lui et les faisceaux communs.

Ainsi, dans les entre-nœuds, le méristème primitif se transforme rapidement en tissus durables, et le dernier signe de son activité est un cloisonnement dans les cellules corticales internes, cloisonnement qui précède l'apparition de l'endoderme.

Dans les nœuds, l'évolution définitive des tissus est compliquée par l'apparition des racines adventives (fig. 37, pl. 12). Là, tandis que les assises corticales internes achèvent de se constituer par un cloisonnement en direction tangentielle, dans la zone annulaire de méristème primitif, des divisions actives apparaissent, immédiatement en dehors des faisceaux communs, dans l'assise périphérique du cylindre central, et constituent le méristème spécial (couche dictyogène), qui préside à la formation des racines et du système conducteur qui les unit à la tige. Bientôt dans le tissu homogène ainsi constitué, s'organisent à l'état procambial les faisceaux du réseau, et l'on voit apparaître de nombreux mamelons cellulaires qui représentent les ébauches des jeunes racines. Mais dans ces régions, la faculté de division est longtemps conservée, et, en examinant plusieurs nœuds déjà éloignés du sommet, on trouve la couche dictyo-

gène encore en voie de prolifération. C'est seulement quand les racines sont constituées sous l'écorce avec toutes leurs régions de tissus, coiffe, écorce, cylindre central, que l'endoderme apparaît, et que les parois des vaisseaux du réseau se lignifient.

L'examen des ébauches de racine vient confirmer ce que nous avons déjà trouvé pour le *Ruscus* et le *Sisyrinchium* : à savoir, que la coiffe de la jeune racine est constituée aux dépens des assises corticales internes, tandis que l'écorce et le cylindre central se constituent aux dépens du méristème issu de l'assise génératrice périphérique.

La figure 37 de la planche 12 offre l'ébauche d'une racine dans un nœud : on y distingue la coiffe et le corps de la racine où la région corticale et la région centrale ne sont pas encore distinctes.

Quant au réseau radicifère, il forme, quand il est définitivement constitué, un anneau peu épais, occupant la circonférence du corps central au nœud, un peu au-dessous de la surface d'insertion des feuilles.

Dans les rameaux souterrains à entre-nœuds assez longs, le réseau des nœuds est très réduit, mais à la base des pousses aériennes, les entre-nœuds sont très courts et les racines s'y développent en grand nombre ; aussi le réseau radicifère est-il étendu sur toute la base de ces pousses à l'insertion des feuilles vertes, sur une longueur de un à deux centimètres.

Telle est la structure des rhizomes de *Convallaria*, et le développement de cette structure dans les nœuds et les entre-nœuds.

M. Guillaud (1) décrit d'une manière différente l'état des tissus au sommet. Après avoir constaté que le méristème primitif « très restreint et limité à une toute petite portion finale, passe très rapidement au tissu fondamental, cortical et médullaire », il examine des coupes transversales sans indiquer leur niveau.

(1) *Loc. cit.*, p. 121.

Dans les unes, les faisceaux sont complètement isolés les uns des autres par des bandes de tissu fondamental nettement différencié, qui font communiquer l'écorce et la moelle. A ce moment donc, il n'existe plus, pour l'auteur, « de méristème primitif, et le périméristème n'est pas encore formé ». Quelques coupes plus bas, « le nombre des faisceaux n'a pas beaucoup augmenté, mais ceux du cercle extérieur commencent à se réunir les uns aux autres, par du parenchyme fondamental interposé sous forme de méristème ». Ces coupes présenteraient la naissance du périméristème.

Il est regrettable que M. Guillaud se soit abstenu de donner des documents appuyant ses descriptions parfois confuses. On peut voir en comparant sa description à celle que j'ai donnée, qu'il a oublié de distinguer ici deux sortes de coupes : celles qui passent par les nœuds, et celles des entre-nœuds. L'oubli de cette distinction lui fait décrire un état de tissus qui n'existe pas. En effet, les premières coupes, celles des nœuds, correspondraient à la description que l'auteur donne pour « l'apparition du périméristème » ; les dernières, passant par les entre-nœuds, répondraient à des régions où ce méristème ne serait pas encore formé. Un peu d'attention aurait permis à l'auteur de constater qu'au niveau de ces dernières, le « périméristème » ne se forme jamais.

Le développement des tissus dans le rhizome de *Tradescantia virginica*, offre beaucoup d'analogies avec ce qu'on observe chez le *Convallaria maialis*.

Mais il existe une différence dans la multiplication assez importante des couches corticales internes, pendant la transformation dernière du méristème primitif, et avant l'apparition de l'endoderme, qui, dans ce rhizome, au lieu d'être continu comme dans le *Convallaria*, est interrompu dans l'intervalle des faisceaux (fig. 39, pl. 12). Il est vrai que M. Guillaud en figurant (1) cette espèce, invoque précisément l'existence d'un cloisonnement en dehors de l'endoderme, pour

(1) *Loc. cit.*, fig. 5, pl. 3.

affirmer (1) qu'il « existe des cas péremptoires où la gaine fasciculaire n'a pas pu se developper, comme on le voudrait, dans le parenchyme fondamental cortical, mais bien dans le périméristème : c'est lorsqu'elle se trouve enveloppée dans du méristémiforme. Dans tous les cas où il y a, en dehors de la gaine, des éléments épaissis de pseudo-liber, il en est encore ainsi ».

Si M. Guillaud veut dire que la gaine fasciculaire se forme plus tardivement que le parenchyme cortical interne, il a raison, et l'on ne saurait trop le louer d'avoir mis en évidence le développement tardif des tissus de la tige qui séparent l'écorce du corps central.

Mais pour imposer sa manière de voir, c'est-à-dire l'existence du périméristème et des tissus qui en naissent, et affirmer leur indépendance vis-à-vis de l'écorce et du corps central, M. Guillaud aurait dû nous donner une définition précise de l'écorce primaire, du corps central, de leur loi de développement, et préciser enfin la limite des trois régions : *ecorce*, *zone intermédiaire*, *région centrale*.

M. Guillaud ne nous a pas renseignés à cet égard, et nous voyons le périméristème, qui devait être nettement marqué aussi bien par les circonstances de son apparition que par les produits de son activité, présenter les caractères les plus incertains.

Ainsi (2) « dans le *Polygonatum vulgare*, le périméristème se développe peu et seulement à certaines places, toujours au niveau des faisceaux et spécialement vis-à-vis des nœuds où se trouvent les anastomoses fasciculaires.

» Certains bourgeons n'ont même pas du tout de périméristème. Dans l'*Acorus Calamus*, le périméristème, bien qu'en connexion avec le méristème primitif persistant entre les faisceaux, n'acquiert une grande activité que bien au-dessous, ce qui lui donne ici tout à fait l'apparence d'une formation indépendante.

(1) *Loc. cit.*, p. 139 et 141.
(2) *Loc. cit.*, p. 118.

» En résumé (1), le propériméristème de toutes les Monocotylédones est un anneau plus ou moins épais de méristème secondaire qui se place entre les régions corticale et centrale, et qui plus tard, grâce à ses produits, leur sert de limite. Parfois, il ne constitue que la moitié longitudinale d'un cylindre creux, comme dans l'*Iris florentina* et certaines Aroïdées ; parfois encore les limites interne et externe sont assez irrégulières, soit par suite du développement même, soit par suite de retours localisés et précoces au tissu fondamental (*Paris quadrifolia*, *Tradescantia*) ».

Ces citations suffisent pour montrer que le périméristème de l'auteur n'est pas une région définie par sa nature, ni par les circonstances de son apparition.

Elles montrent en même temps, fait qui a complètement échappé à M. Guillaud, une connexion importante entre ce tissu générateur dans les rhizomes, et le développement des racines, car ce méristème n'est bien développé, d'après les citations de l'auteur lui-même, qu'aux régions où se formeront ces organes.

Pour terminer ces observations sur le périméristème, je me borne à faire remarquer que si l'auteur a eu quelque raison d'affirmer l'existence, dans la plupart des rhizomes, d'un tissu générateur particulier dont il n'a pas toujours compris le rôle, il est impossible d'admettre l'existence de ce tissu dans les tiges qui ne développent jamais de racines, comme les tiges aériennes des *Ruscus* par exemple.

3. — *Localisation des racines à la base de la tige souterraine.*

Il existe un grand nombre de tiges souterraines, très courtes, parce que chaque pousse annuelle se flétrit et disparaît souvent l'année qui suit celle de son développement ; les *Sisyrinchium* nous offrent un exemple de ces plantes.

Les racines sont alors développées à partir de la portion flétrie sur toute l'étendue de la tige.

(1) *Loc. cit.*, p. 125.

Chez un certain nombre de ces plantes, il y a une tendance à la localisation des racines à la base de la tige; ainsi dans l'*Antholyza*, les racines occupent la moitié ou le tiers de la hauteur de la pousse annuelle, et chez les *Crocus*, *Gladiolus*, la localisation est complète (*Anomatheca*, *Tigridia*, *Crocosmia*, *Tritonia*); en même temps, chez ces plantes, la tige s'épaissit beaucoup.

Enfin les plantes qui sont entièrement souterraines, notamment les bulbes écailleux et les oignons, offrent les racines à la base du plateau, c'est-à-dire dans la région de tige la plus large : *Iris Xiphium*, *Colchicum*, *Lilium*, *Allium Cepa*.

Examinons l'*Antholyza æthiopica* sur une coupe longitudinale passant par l'axe de la tige, considérée au moment où la reprise de végétation a lieu (fig. 41, pl. 13).

Le corps de la plante est constitué par une sorte de disque très aplati, formé entièrement par la tige devenue charnue.

C'est surtout l'écorce qui prend part à sa formation, par son développement considérable, car le corps central est assez réduit et affecte une forme conique. Les bases des feuilles, très minces, entourent ce bulbe comme autant de tuniques (dix environ, car la tige est constituée par une dizaine d'entre-nœuds).

C'est aux dépens de la réserve alimentaire accumulée dans cette tige, que se constitue la pousse annuelle qui doit la remplacer, et dont toutes les feuilles sont déjà épanouies dans l'air. A l'aisselle de toutes les tuniques écailleuses de la tige âgée, se trouve un bourgeon. Chacun d'eux s'isole à la fin de l'année et forme un caïeu.

Le corps central, très étroit lorsque l'on compare ses dimensions au diamètre total de la tige, est trois ou quatre fois plus large à la base qu'au sommet. Au sommet, il ne renferme que les faisceaux des traces foliaires, parallèles entre eux, et qui n'éprouvent qu'une faible flexion dans l'intérieur du corps central; à la base, ce dernier s'élargit et les faisceaux communs se recourbent assez fortement; en outre, les terminaisons

de ces faisceaux communs sont revêtues extérieurement par un réseau de faisceaux très serrés les uns contre les autres, sur lesquels s'insèrent les racines adventives, et qui n'occupe ici que le tiers environ de la hauteur de la tige. Si l'on remarque que les faisceaux des feuilles supérieures descendent presque jusqu'à la base, et viennent s'appliquer aux faisceaux qui se trouvent à l'insertion des racines, on constate que la diffusion des matières puisées par les racines, dans toute la plante, est assurée malgré l'exiguïté du réseau radicifère.

Comme les racines sont très serrées les unes contre les autres, le réseau qui les unit à la tige est formé de plusieurs plans : les plans profonds sont en relation avec les racines les plus âgées, les plans superficiels en relation avec les racines les plus jeunes.

Dans la jeune pousse en voie de formation, le réseau des racines adventives est en train de se constituer en X (fig. 41) et l'évolution des tissus a lieu de la manière suivante : Quand le corps central et l'écorce sont différenciés dans la tige au sommet, après la constitution des bourrelets foliaires, il persiste, entre les deux régions, une zone annulaire de méristème primitif, dont les cellules conservent la faculté de se diviser pendant longtemps. Bientôt, par le cloisonnement répété des cellules de cette zone dans la région qui confine à l'écorce, cette dernière partie de la tige s'accroît beaucoup et peut acquérir ainsi l'épaisseur considérable qu'elle offre à l'état adulte. Grâce à ce mode d'accroissement par le cloisonnement des cellules corticales internes, le tissu ainsi formé est constitué par des assises qui rayonnent régulièrement de l'axe vers la périphérie ; nous trouvons donc, chez l'*Antholyza*, une exagération de la multiplication des cellules corticales déjà signalée chez le *Musa paradisiaca* et l'*Asphodelus luteus*.

C'est seulement à la base de la tige, et pendant que s'achève la multiplication des cellules corticales, que l'assise ou les assises cellulaires, qui confinent aux faisceaux communs les plus extérieurs, se cloisonnent à leur tour pour former un méristème au sein duquel on voit apparaître des cordons de procambium

représentant l'ébauche des faisceaux du réseau radicifère (fig. 42, pl. 13). En même temps les racines adventives se constituent. C'est lorsque ces racines s'accroissent dans l'écorce pour gagner l'extérieur, que les faisceaux du réseau se lignifient. La lignification suit ainsi l'ordre du développement, c'est-à-dire commence aux points où ces faisceaux touchent les traces foliaires, pour gagner la base des racines. Le terme de l'activité formatrice est indiqué par l'apparition d'un endoderme à cellules irrégulières.

Ces tiges d'*Antholyza æthiopica* offrent à l'observation non seulement le développement du bourgeon terminal, le mécanisme de l'accroissement de l'écorce et de la formation des racines, mais encore le développement des bourgeons axillaires.

Chacun de ceux-ci reçoit un système de faisceaux *a* qui, pendant leur course à travers l'écorce, sont appliqués à la face dorsale du faisceau médian *f* de la feuille axillante. Or, les racines destinées à nourrir ces bourgeons se développent au milieu de l'écorce sur le cordon vasculaire qui les unit à la tige principale, et la coupe représentée offre un certain nombre de ces racines *r* développées ou en voie de développement (1).

(1) On me permettra de signaler en passant une disposition intéressante des faisceaux libéroligneux dans l'*Antholyza æthiopica*, disposition que j'ai retrouvée chez d'autres Iridées (*Anomatheca*).

Les feuilles reçoivent un nombre impair de faisceaux libéroligneux, cinq, sept ou davantage. De ces faisceaux, le médian est le plus grêle ; les plus développés sont situés sur les deux faces de la gaine foliaire, dans un plan perpendiculaire au plan principal des feuilles. Tous ces faisceaux décrivent dans le corps central la double courbure caractéristique, observée chez un grand nombre de Monocotylédones. Mais, tandis que le faisceau médian demeure simple, tous les autres se bifurquent dans le corps central à l'endroit le plus voisin de l'axe, et ce sont les branches de la fourche ainsi formée qui reviennent à la périphérie se mettre en connexion avec le réseau radicifère. Par suite, quand on pratique des coupes longitudinales de la tige, parallèlement au plan principal des feuilles, comme l'est celle qui est représentée planche 13, figure 41, on coupe les faisceaux communs à l'endroit où la fourche se trouve, et toute la région centrale est occupée par les fourches successives des entre-nœuds, qui se superposent comme une série d'accents circonflexes.

Les tiges épaissies de *Crocus* et de *Gladiolus*, désignées sous le nom de bulbes solides, offrent, comme l'*Antholyza*, les racines insérées à la base; mais la localisation est encore plus grande, car ces organes sont insérés en grand nombre sur un anneau de faible hauteur occupant la base même, au lieu d'être réparties à différentes hauteurs.

Le réseau radicifère forme alors à cet endroit un anneau puissant entourant les faisceaux du bulbe, tandis que les terminaisons inférieures de ceux-ci s'appliquent à la face interne du réseau. Dans cette région, le corps central s'élargit beaucoup, comme on peut le voir chez l'*Anomatheca juncea*, dont j'ai représenté la coupe longitudinale (fig. 43, pl. 13). A partir de cette région, le corps central se rétrécit considérablement et parcourt, en conservant le même diamètre, toute la hauteur du bulbe.

On peut voir dans la figure 44, planche 13, représentant la section du bulbe de *Gladiolus communis*, que le corps central est enveloppé d'un endoderme pourvu des plissements caractéristiques. Cet endoderme est interrompu de place en place pour la sortie des faisceaux grêles disséminés dans le bulbe. Les faisceaux libéroligneux sont parallèles entre eux, et s'étendent depuis la base du bulbe jusqu'au bourgeon terminal.

Ces indications sommaires montrent qu'il existe d'assez grandes différences de structure chez l'*Antholyza* et le *Crocus*, non seulement dans la localisation plus grande des racines, mais dans la constitution du corps central qui ne prend aucune part à la tubérisation.

Dans les bulbes écailleux, la tige très courte, de forme conique, est entièrement couverte par les bases des feuilles élargies et charnues. La partie la plus inférieure de cette tige constitue le plateau, et c'est sur la circonférence de cette région que s'insèrent les nombreuses racines adventives qui forment une couronne tout autour de la base du bulbe et rappellent ainsi la disposition signalée plus haut chez le *Gladiolus* et le *Crocus*.

Le développement de ces racines est très tardif, plus encore que dans l'*Antholyza*. Prenons comme exemple un bulbe d'*Iris Xiphium*, où les racines commencent à se développer au mois de mars. Si à ce moment on fait des coupes transversales dans la région où naîtront les racines, on constate (fig. 45, pl. 13) l'existence, entre l'écorce et la région centrale, de plusieurs assises de cellules. Ces assises cellulaires se distinguent des tissus voisins par l'absence de grains d'amidon et l'absence d'air dans les méats, de sorte qu'elles tranchent, par leur transparence, sur l'opacité des tissus qui les limitent en dehors et en dedans.

Si l'on examine la région occupée par ces assises cellulaires, on voit que les cellules qui la composent se cloisonnent en direction tangentielle ; mais parmi ces assises cellulaires, les plus externes *ec* contribuent purement et simplement à l'accroissement de l'écorce, tandis que les faisceaux destinés aux racines se développent dans la région interne en *n*. Ces faisceaux sont très nombreux et forment un anneau puissant d'où se détachent sur le côté externe les racines adventives. Comme à l'ordinaire, quand l'évolution des racines est presque achevée, l'endoderme apparaît.

Le développement des racines dans les bulbes d'*Allium*, de *Lilium*, offre des dispositions analogues.

4° — *Simplifications apportées au type de structure général.*

Les tiges souterraines que nous avons vues jusqu'ici, soit qu'elles développent leurs racines sur toute leur surface, ou que ces organes se localisent en certaines parties, nous ont toujours offert un réseau particulier servant d'intermédiaire entre les racines et la tige, réseau qui occupe la région superficielle du corps central de celle-ci.

En outre, l'assise corticale interne est toujours modifiée spécialement et constitue, avec les faisceaux du réseau radicifère, la limite entre l'écorce et le corps central.

Les tiges souterraines n'offrent pas toutes les mêmes compli-

cations, et nous avons à examiner les simplifications qu'on observe dans quelques groupes en en cherchant, s'il est possible, l'explication au point de vue morphologique ou physiologique.

a. *Endoderme.*

L'endoderme est l'assise corticale interne dont les cellules se reconnaissent, soit à l'existence de plissements latéraux, soit à la lignification considérable de cinq de leurs parois, lignification succédant toujours à l'apparition des plissements latéraux. Cet endoderme est tantôt très régulier tout autour du corps central (*Convallaria maialis*, *Hedychium coronarium*, *Iris sibirica*, *Juncus maritimus*, *Veratrum nigrum*, *Epipactis palustris*).

Il est formé d'une seule assise, quand il conserve indéfiniment ses plissements latéraux ; mais lorsque ses cellules s'épaississent, il arrive fréquemment que quelques-unes des cellules qui le limitent en dedans lignifient aussi leurs parois (*Marica Northiana*, *Convallaria maialis*).

Ordinairement continu (*Marica*, *Ruscus*, *Convallaria*, etc.), l'endoderme peut être fractionné en plusieurs parties (*Luzula*, *Juncus*, *Tradescantia*, *Acorus*, etc.). Mais cette dissociation n'est pas due, comme M. Guillaud l'affirme, à l'individualisation des gaines fasciculaires propres à chaque faisceau, elle est causée par la sortie des faisceaux se rendant aux feuilles, et les ponts de tissu conjonctif qui joignent la moelle à l'écorce en traversant la gaine, n'ont pas d'autre origine.

Ces ruptures sont peu fréquentes (*Acorus*) ou nombreuses (*Juncus*, *Luzula*), suivant que les faisceaux qui s'échappent d'une même section de la tige sont peu ou très nombreux.

Dans quelques cas, l'endoderme est constitué par plusieurs assises (*Alstrœmeria Ligtu*) à parois uniformément lignifiées, et ne présente plus alors cette régularité caractéristique. Les cellules qui le composent appartiennent à la région corticale, le corps central ne prenant aucune part à cette formation.

Enfin il existe un certain nombre de tiges souterraines où

l'endoderme ne se constitue pas avec ses caractères normaux : plissements caractéristiques, lignification en forme de V des cellules.

J'ai représenté comme exemples de cette disposition le *Dioscorea Batatas* (fig. 46, pl. 13) et le *Polygonatum vulgare.* Le premier exemple montre une partie de l'écorce et du corps central dans la région souterraine de la tige. Les cellules étant remplies d'amidon, on traite les coupes par la potasse et par l'eau pour les éclaircir.

L'écorce, très mince relativement à l'étendue du corps central, est revêtue extérieurement par une couche de liège assez épaisse. Les cellules qui la composent sont polyédriques et irrégulières dans sa plus grande étendue, mais, au voisinage du corps central, ces cellules deviennent régulières et se disposent suivant une ou deux séries concentriques immédiatement appliquées contre l'assise périphérique du corps central. Le réseau est ici peu développé, en raison de l'exiguïté des racines adventives que la tige laisse échapper; on voit cependant en *fr* un des faisceaux de ce réseau coupé obliquement.

Le *Polygonatum vulgare* (fig. 28, pl. 11) offre une écorce étroite formée de parenchyme présentant çà et là de larges lacunes. A la périphérie du corps central, les faisceaux du réseau *fr*, coupés obliquement, sont revêtus du côté externe par une ou deux assises cellulaires plus régulières qui appartiennent à l'écorce.

On observe des dispositions analogues chez les *Polygonatum multiflorum*, *Butomus umbellatus*, *Alisma Plantago*, *Calla palustris*, *Arum maculatum* et *italicum*.

Néanmoins, on peut toujours reconnaître la séparation des cellules de l'écorce de celles du corps central, à un agencement particulier des cellules corticales internes ou à une différence des dimensions (*Polygonatum*, *Æchmea*, etc.).

J'ajouterai quelques mots au sujet de l'origine de l'endoderme.

MM. Link (1) et Caspary (2), qui ont étudié cette assise, la rattachent à l'écorce dont elle constitue l'assise interne. M. Caspary l'appelle *Schutzscheide*, c'est-à-dire gaine protectrice.

Mais il n'a pas insisté sur la différence qui existe entre l'assise limitante caractéristique des Hydrillées et de la plupart des tiges souterraines, et l'anneau de cellules prosenchymateuses épaissies qu'on rencontre si fréquemment dans les tiges aériennes des Monocotylédones, et qui sépare la région corticale de la région centrale.

Aussi M. Sanio (3) combat-il les idées émises par M. Caspary.

Il trouve chez les Dicotylédones et chez beaucoup de Monocotylédones, notamment chez les *Ruscus*, *Iris*, une gaine de cellules lignifiées qu'il appelle *Aussenscheide*, « laquelle naît de la partie la plus externe de l'anneau d'accroissement après que celui-ci a formé les faisceaux fibro-vasculaires ».

Après avoir indiqué les raisons pour lesquelles il rejette le nom d'anneau d'épaississement lignifié (*Verholzter Verdickungsring*) qu'il avait employé antérieurement pour désigner la gaine externe, M. Sanio, tout en reconnaissant la justesse des observations de M. Caspary sur l'origine de la gaine protectrice chez les Hydrillées, ajoute « qu'il doit rapporter la gaine de la tige des Monocotylédones au système fibro-vasculaire, parce que c'est dans cette gaine que naissent et se trouvent les faisceaux les plus extérieurs ».

M. Sanio a eu, dans sa description, surtout en vue les tiges aériennes des Monocotylédones, comme le montrent les plantes qu'il a citées (*Ruscus*, *Iris*). S'il avait examiné, en effet, la tige souterraine de ces mêmes plantes, il y aurait trouvé, non plus la gaine prosenchymateuse externe, mais une gaine protectrice, l'endoderme, qui par ses caractères et sa situation est absolument identique à la gaine protectrice de M. Caspary.

(1) Link, *Vorlesungen über die Kräuterkunde*, Bd I, p. 258.
(2) Caspary, *Pringsheim's Jahrb.* I, p. 444.
(3) Sanio, *Ueber endogene Gefässbündelbildung* (*Bot. Zeit.*, 1864, p. 222).

MM. Sanio et Caspary ont donc raison l'un et l'autre, et l'apparente contradiction qui existe entre leurs résultats vient de ce qu'ils ont décrit des tiges non comparables entre elles, c'est-à-dire des tiges à racines et des tiges sans racines.

C'est M. Falkenberg qui, le premier, a fait connaître la cause de cette confusion, en distinguant deux sortes de gaines, différentes par leur origine et leur structure : la gaine corticale (*Rindenscheide*), analogue à la gaine protectrice de M. Caspary, et la gaine externe (*Aussenscheide*), analogue à la formation qui a reçu le même nom dans l'ouvrage de M. Sanio.

Il est vrai que la seule raison invoquée par M. Falkenberg pour affirmer l'origine de la gaine corticale, est la continuation de cette assise particulière, dans les rhizomes, avec l'endoderme des racines adventives. Mais M. Guillaud a remis tout en question en affirmant que cette gaine, qu'il appelle gaine fasciculaire « dépend des faisceaux et n'a rien à voir avec l'écorce ». Le raisonnement de l'auteur peut être résumé ainsi : la gaine fasciculaire naît dans le périméristème, or le périméristème est l'effet, la suite du groupement des faisceaux, donc la gaine fasciculaire dépend des faisceaux. Il ne manque à ce raisonnement que la consécration des faits. M. Guillaud ajoute encore pour confirmer sa manière de voir : « Sans faisceaux, pas de gaine, ni spéciale, ni commune ! »

En présence de ces contradictions, je crois nécessaire d'indiquer les raisons qui me portent à accepter l'opinion de M. Falkenberg.

L'endoderme (*Rindenscheide*) est une formation corticale :

1° Parce que ses cellules sont, à l'origine au moins, en superposition radiale avec les assises corticales internes, et alternent *toujours* avec celles de l'assise périphérique du corps central.

2° L'endoderme de la tige est toujours la continuation de l'endoderme de la racine primaire, dans les plantules de germination.

3° L'endoderme revêt toujours la gaine prosenchymateuse externe, dans les régions qui séparent les tiges aériennes des rhizomes (*Ruscus*).

4° L'endoderme se développe comme l'écorce en direction centripète, tandis que le corps central et les faisceaux du réseau radicifère se développent en direction centrifuge.

b. *Réseau radicifère.*

Cette formation, particulière aux tiges qui développent des racines adventives, et qui prend naissance dans un méristème issu de l'assise périphérique, jouant le rôle d'assise génératrice, offre des dispositions très variables.

Laissant de côté la structure des éléments qui constituent le réseau dont j'ai parlé plus haut, je ne m'occuperai que de son étendue. Ordinairement le réseau existe sur la tige dans toute sa longueur, et acquiert une importance assez grande comme formation spéciale, soit qu'il entoure complètement la tige (*Acorus*, *Ruscus*, *Hedychium*, *Musa*, etc.), soit qu'il n'existe qu'à la partie inférieure (*Iris*, *Echinea*). Chez le *Polygonatum*, le réseau existe sur toute l'étendue de la tige, mais tandis qu'il est très développé à la base des pousses aériennes sur la portion de rhizome qui supporte la tige aérienne, il est plus lâche sur les autres régions; aussi les racines sont-elles nombreuses à la région inférieure des tiges aériennes.

Lorsque le cylindre central de la racine est très réduit, et que ces organes sont en très petit nombre, le réseau radicifère est peu développé, et par suite la couche dictyogène n'acquiert pas beaucoup d'importance; c'est ce que l'on observe chez le *Dioscorea Batatas*, le *Paris quadrifolia*, l'*Epipactis palustris*, etc.

Les plantes aquatiques, que j'ai réunies aux plantes dont la tige est souterraine, sont celles où l'on observe les plus grandes simplifications.

On doit d'abord distinguer les plantes dont la tige est flottante, de celles dont la tige est enfoncée plus ou moins dans la vase ou le sable. Ces dernières offrent en effet la même structure que les tiges souterraines. Je me bornerai à citer l'*Acorus Calamus*, l'*Iris pseudo-Acorus*, les *Triglochin maritimum* et *palustre*, que j'aurais pu prendre pour types dans la description générale. Cependant le *Typha angustifolia*, le

Butomus umbellatus, ne présentent pas un réseau radicifère développé, à cause de l'exiguïté des racines adventives que les rhizomes de ces plantes portent. J'ai figuré une partie de la section de la tige renflée en bulbe d'*Aponogeton distachyum* (fig. 49, pl. 13), après avoir enlevé l'amidon par la potasse caustique et coloré les éléments lignifiés par la fuchsine ammoniacale. On voit que les cellules de l'endoderme présentent les plissements caractéristiques, et contre elles se trouvent les faisceaux du réseau, formés d'une cellule vasculaire et d'une ou deux cellules libériennes.

Parmi les plantes à tiges flottantes, examinons d'abord les *Potamogeton*, qui tiennent au sol par leurs racines ou par la partie inférieure de leur tige. Le *Potamogeton densus*, que nous prendrons comme exemple, présente deux sortes de rameaux, les uns, rampant au fond de la rivière, à entre-nœuds assez longs, émettent à chaque nœud de nombreuses racines, les autres, à entre-nœuds courts, constituent les tiges feuillées.

Une coupe transversale, pratiquée dans un nœud, montre que toutes les racines s'insèrent à la périphérie du corps central, et que leur endoderme se continue avec l'assise interne de l'écorce, qui ne présentait pas les plissements caractéristiques, au moins dans les entre-nœuds assez jeunes que j'ai examinés. Il existe en outre, dans cette région, quelques faisceaux anastomosés en réseau; ces faisceaux établissent des connexions entre les trois groupes de faisceaux de la tige et le système conducteur de la racine.

L'*Hydrocharis Morsus-ranæ* offre une disposition analogue, avec cette différence qu'il n'existe qu'une racine à chaque nœud. L'*Elodea canadensis* présente de rares racines insérées toujours à la naissance d'un rameau. M. Caspary a indiqué que chez les Hydrillées, notamment chez l'*Udora* et l'*Elodea* (1), « les racines naissent à la surface du corps central dans les nœuds, et s'avancent dans l'écorce ».

Je me contenterai d'ajouter qu'à la base de ces organes, on

(1) Caspary, *loc. cit.*, p. 395 et 460.

trouve deux ou trois cellules vasculaires, appliquées contre le vaisseau central ou la lacune qui persiste après la destruction de ses parois. Ces cellules vasculaires représentent le réseau radicifère réduit à son minimum.

Tandis que les vaisseaux apparaissent dans le jeune âge chez l'*Elodea*, et se détruisent plus tard, ces éléments n'apparaissent pas dans le *Vallisneria spiralis*; ils sont remplacés par des cellules allongées et étroites.

M. Falkenberg (1) en décrivant l'anatomie de cette espèce, a émis sur l'origine et l'insertion des racines qui se détachent de la tige des idées particulières. Suivant lui, il n'existerait pas de séparation entre l'écorce et le cylindre central, et les racines pourraient naître dans chacune des couches cellulaires de la tige. M. Müller (2) a publié une description de la même espèce, et dit, au contraire, que les racines, dont l'ébauche se montre sous la gaine fasciculaire, traversent l'écorce en direction radiale et arrivent jusqu'à la gaine fasciculaire de la masse centrale; là, les fibres de la racine se courbent en bas et se perdent après avoir couru quelque temps à l'intérieur.

Mes observations confirment la description de M. Müller, et m'obligent à rejeter les résultats de M. Falkenberg. Ce dernier auteur avait vu, dans la disposition offerte par le *Vallisneria spiralis*, une exception à la règle générale qu'il a formulée pour l'insertion des racines.

Si l'on examine, en effet, des coupes longitudinales de *Vallisneria*, après les avoir débarrassées de l'amidon par la potasse, on constate que les racines naissent à la surface du corps central et très près du sommet. Dès que leur sommet s'est constitué avec la coiffe, l'écorce et le corps central, un accroissement intercalaire se produit à la base du mamelon qui représente leur ébauche, et sépare ainsi ce mamelon du lieu où il s'était constitué; de sorte qu'à 2 ou 3 millimètres

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 29 et suiv. et p. 196.

(2) Dr J. F. Müller, *Vallisneria spiralis* (*Botanische Abhandlungen*. Bonn, 1878).

plus bas, on trouve des sommets de racine isolés au sein de l'écorce, semblant avoir pris naissance en cet endroit, et rattachés au corps central de la tige par leur corps central qui a subi un rapide accroissement intercalaire. Les *Potamogeton* m'ont offert la même disposition.

III. — Monocotylédones a tige aérienne développant des racines sur sa longueur.

En séparant les tiges aériennes des tiges souterraines, je n'ai pas eu en vue la création d'un type spécial, j'ai simplement voulu faciliter les descriptions anatomiques et indiquer les modifications que le milieu imprime à cette partie de la tige, suivant qu'elle est complètement souterraine ou aérienne.

On trouvera d'ailleurs tous les intermédiaires entre les tiges souterraines et les tiges aériennes.

Dans ce groupe, nous étudierons spécialement les tiges des Aroïdées (*Philodendron*, *Anthurium*, Monstérinées, etc.), des Orchidées épiphytes (*Vanilla*, *Phajus*, *Epidendrum*), des Commelynées (*Tradescantia*, *Cyanotis*, *Spironema*, etc.), le chaume des Graminées (*Zea*, *Bambusa*, *Arundo*, *Cynodon*, *Elymus*, etc.) enfin la tige de quelques Palmiers (*Chamædorea*).

1° *Monocotylédones à racines développées sur toute la longueur de la tige et localisées sur le tiers ou la moitié de celle-ci.*

Ce sont, dans la famille des Aroïdées, les plantes composant la tribu des Monstérinées, qui présentent cette disposition.

Examinons, par exemple, le *Monstera fenestrata*. La tige rampante de cette espèce développe des racines, aux nœuds ou dans les entre-nœuds, mais toujours sur la même face du corps.

Une coupe transversale de cette tige, à l'état adulte, offre à distinguer le corps central entouré d'une écorce épaisse, et renfermant tous deux des faisceaux. Les faisceaux du corps central, peu serrés dans la région interne, sont rassemblés en

grand nombre à la périphérie et, sur les deux tiers de la circonférence de la tige, ne sont pas séparés de l'écorce, de sorte que le parenchyme interposé entre ces faisceaux passe directement au parenchyme cortical; mais sur le dernier tiers de la circonférence, on constate la présence d'un endoderme, dont les cellules offrent les plissements caractéristiques.

Entre les faisceaux communs et l'endoderme, on trouve un certain nombre de vaisseaux isolés ou groupés au nombre de deux ou trois. Ces vaisseaux sont noyés dans un tissu à cellules petites, représentant le liber, tissu développé surtout en dehors des faisceaux et appliqué immédiatement contre l'endoderme. Si l'on compare cette disposition à la figure qui représente une coupe de l'*Hedychium coronarium*, on trouvera une grande ressemblance entre les deux régions. La ressemblance devient une analogie, quand on examine les coupes qui passent par l'insertion d'une racine; on constate alors que les faisceaux libériens et ligneux de celle-ci se continuent avec ces formations vasculaires protégées par l'endoderme incomplet.

Si l'on dissèque une tige de Monstérinée (*Tornelia fragrans*, par exemple, ou *Scindapsus pinnatus*), avec les procédés que j'ai indiqués plus haut, on se convainc de la relation entre les racines et ces faisceaux particuliers qui représentent un réseau radicifère étendu sur toute la longueur de la tige.

On peut même isoler ce réseau et reconnaître ses dispositions générales.

D'ailleurs, M. Falkenberg, en décrivant le *Scindapsus multijugus* (1), a bien reconnu la véritable nature de cette formation et son rôle comme intermédiaire entre les racines et la tige. Je me bornerai à rappeler que des dispositions anatomiques analogues existent sans exception chez toutes les Monstérinées, et sont semblables à celles dont nous avons constaté l'existence chez quelques Iridées, quelques Broméliacées (*Æchmea fulgens*), avec les caractères anatomiques de l'endoderme en moins.

(1) P. Falkenberg, *loc. cit.*, p. 104.

Dans la famille des Vellosiées, le *Barbacenia purpurea*, que nous prendrons pour type, présente une disposition particulière. La tige de cette espèce est triquètre et les feuilles tristiques sont insérées de façon que leur nervure médiane coïncide avec chacune des arêtes de la tige. Les racines sont insérées en assez grand nombre sur le milieu des faces de la tige, et par suite forment trois séries longitudinales alternant avec les arêtes de la tige.

En examinant une coupe transversale de la tige, on aperçoit, à l'intérieur d'une écorce très étroite, le corps central affectant la forme d'un triangle équilatéral.

L'écorce est constituée par une couche extérieure sclérifiée, renforcée, par un anneau de tissu scléreux qui se colore vivement par la fuchsine ou la purpurine, et d'une couche interne formée d'un parenchyme incolore à cellules isodiamétrales, renforcée, sur sa face interne, par l'endoderme; celui-ci forme tout autour du corps central une assise régulière, interrompue en certains points pour livrer passage aux faisceaux qui se rendent aux feuilles. Le corps central contient un grand nombre de faisceaux collatéraux; ces faisceaux sont constitués, sur leur côté tourné vers l'axe, par quelques vaisseaux spiralés étroits renforcés par des vaisseaux rayés larges, en nombre variable, et, sur leur côté externe, par du tissu libérien.

Le tissu sclérifié constituant l'appareil mécanique de la tige est très développé dans cette espèce, mais, au lieu de former un arc scléreux externe, il constitue des îlots situés à la partie interne de chaque faisceau, îlots affectant la forme de croissant, de façon à envelopper la région ligneuse de celui-ci. Ces îlots sont reliés les uns aux autres en nombre variable et forment une sorte de réseau.

Les racines s'insèrent toutes, avons-nous dit, au milieu des faces planes de la tige. En ces régions, nous trouvons les faisceaux beaucoup plus serrés que partout ailleurs, et souvent noyés dans un sclérenchyme qui est la continuation dans la tige du tissu conjonctif lignifié des racines. Ces faisceaux sont constitués par une partie ligneuse formée de vais-

seaux rayés, et par quelques cellules libériennes situées en avant.

Le réseau radicifère, chez cette espèce, paraît former trois bandes réticulées, à mailles allongées, occupant les faces planes de la tige, chacune d'elles représentant l'équivalent de la zone génératrice incomplète des Monstérinées.

2°. *Monocotylédones à tige aérienne développant des racines seulement aux nœuds.*

(Graminées, Commélynées, certaines Orchidées (*Vanilla*) et Aroïdées (*Philodendron*).

a. *Graminées.*

Nous examinerons d'abord les Graminées, qui ont depuis longtemps fixé l'attention. Prenons comme exemple le Maïs, et comparons deux coupes minces pratiquées, l'une dans un nœud, l'autre dans l'entre-nœud. La coupe transversale d'un entre-nœud présente, au centre même, un parenchyme à cellules polyédriques si la tige est encore jeune, ou une grande lacune formée par la destruction de ce parenchyme, si l'entre-nœud appartient à une région plus âgée. Tout autour se trouve un cercle de faisceaux libéroligneux collatéraux, caractérisés par le développement de vaisseaux rayés volumineux, de chaque côté du parenchyme ligneux qui se développe à l'extérieur des vaisseaux spiralés et annelés, formés dès l'origine. Ces faisceaux sont noyés, dans la région tout à fait extérieure, au sein d'un parenchyme à cellules lignifiées et épaissies se colorant vivement en rose par la fuchsine ou en jaune par la potasse, de sorte que le parenchyme central ou la lacune qui lui succède sont entourés d'un anneau constituant ce que quelques anatomistes appellent le « *corps ligneux* » (M. Trécul). En réalité, ce corps ligneux correspond à la gaine externe des pédoncules floraux ou des rameaux aériens des autres Monocotylédones, et représente la région périphérique du corps central, dans laquelle le tissu conjonctif lignifié réunit en une masse commune les faisceaux libéroligneux isolés.

L'écorce, toujours très étroite, revêtue extérieurement par l'épiderme, est constituée par le parenchyme cortical dont les cellules à parois minces sont remplies de grains d'amidon.

Ces cellules conservent leurs cloisons minces jusque dans les assises corticales internes, et ne prennent aucun caractère particulier.

La coupe, pratiquée dans un nœud, diffère de celle que nous venons de décrire par l'absence du parenchyme central, les faisceaux libéroligneux étant distribués sur toute l'étendue du corps central. On aperçoit un bourgeon axillaire, situé à l'aisselle de la feuille qui se détache du nœud et en même temps un grand nombre de racines adventives.

Enfin, le parenchyme interposé aux faisceaux communs renferme un grand nombre de faisceaux sinueux, formant dans toute l'étendue du nœud un lacis fasciculaire qui se continue, d'une part, avec les faisceaux du bourgeon axillaire, et, d'autre part, avec les faisceaux des racines adventives.

Quels sont le rôle et l'origine de ces faisceaux, où l'on ne remarque que de larges vaisseaux ponctués?

Les opinions touchant leur origine et leur rôle sont nombreuses et contradictoires. Unger (1) les considère comme dépendant des bourgeons et des racines; ils sont, suivant lui, formés par l'enracinement (*Einwurzelung* et *Inradicirung*) des faisceaux de ces deux sortes d'organes dans la tige. M. de Bary (2) partage cette opinion. D'autre part, Schleiden (3) et M. Falkenberg (4) affirment qu'ils sont en relation avec les bourgeons exclusivement.

Enfin, M. Guillaud (5) compare le lacis fasciculaire des nœuds de Graminées aux faisceaux caulinaires dont il constate l'existence chez un grand nombre de Monocotylédones, et laisse

(1) Unger, *loc. cit.*, parag. intitulé : *Vergleichung der Gefässbundel-Entwickelung in verschiedenen Monocotyledonen.*

(2) De Bary, *loc. cit.*, p. 323 et 328.

(3) Schleiden, *loc. cit.*, p. 367 et 168.

(4) Falkenberg, *loc. cit.*, p. 125.

(5) Guillaud, *loc. cit.*, p. 129.

supposer que ce lacis fasciculaire a la même origine que les faisceaux caulinaires, c'est-à-dire qu'il est formé par le périméristème.

Pour résoudre la question, il faut étudier l'origine de ces faisceaux. A cet effet, on pratique des coupes transversales successives dans de jeunes plants de Maïs, depuis l'extrême sommet jusqu'aux nœuds où les racines sont déjà développées.

On peut déjà s'assurer que les faisceaux qui occupent les nœuds n'existent pas dans les parties jeunes de la tige, et par suite, que leur formation est postérieure à la différenciation des tissus aux dépens du méristème primitif. Mohl avait déjà attiré l'attention sur la constitution tardive de ces faisceaux, mais sans faire connaître leur rôle.

Les jeunes plants de Maïs permettent de confirmer les idées exprimées par MM. Schleiden et Falkenberg. Il est à peine nécessaire de réfuter l'opinion de M. Guillaud; on ne conçoit pas qu'un méristème, occupant la région périphérique du corps central, puisse engendrer les faisceaux occupant l'axe de ce dernier, et intercalés entre les faisceaux communs.

Les coupes examinées, qui passent par les nœuds, montrent, à divers états de développement, les racines adventives.

Dans les plus jeunes coupes, alors que les racines sont constituées par quelques assises cellulaires en voie de division, on ne voit encore aucune trace des faisceaux anastomosés du nœud; dans l'entre-nœud suivant, où les racines sont déjà reconnaissables à leurs trois régions de tissus : coiffe, écorce, cylindre central, ces faisceaux commencent à s'organiser (pl. 14, fig. 52). En effet, dans le parenchyme qui sépare les faisceaux des traces foliaires, parenchyme dont les cellules sont encore pourvues de noyaux, on voit des cloisonnements répétés s'établir et transformer ce parenchyme en cordons de procambium. Ces cordons de procambium apparaissent toujours dans la région centrale et au voisinage du bourgeon axillaire; on n'en voit aucun vestige à la base des mamelons qui représentent le rudiment des racines adventives; ils sont donc à

l'origine, complètement indépendants des racines adventives.

Bientôt ces cordons de procambium se différencient en vaisseaux larges et ponctués, et en cellules libériennes étroites, et ils s'étendent dans toute la surface du nœud. En même temps, les racines adventives prennent un développement considérable, et les faisceaux libéroligneux qui se constituent à la base de chacune d'elles, à la périphérie du corps central, se mettent en communication non seulement avec les faisceaux communs, mais encore avec le lacis fasciculaire destiné aux bourgeons. Ainsi, quand l'évolution de tous ces tissus d'origine secondaire est achevée, les connexions entre les tissus conducteurs d'origine variable sont si intimes, qu'il est impossible de décider, par l'observation des tissus à l'état adulte, ce qui appartient à la racine ou aux bourgeons.

La connexion qui s'établit tardivement entre le système fasciculaire des bourgeons axillaires et celui des racines adventives, n'est pas un fait isolé, particulier aux Graminées. Il existe aussi chez l'*Acorus Calamus*, où j'ai fait connaître la disposition du réseau radicifère et la disposition des faisceaux du bourgeon (1).

Les faisceaux de la racine ne pénètrent donc pas, chez le Maïs, à l'intérieur du corps central, malgré l'affirmation de M. de Bary, puisque le lacis des nœuds naît indépendamment des racines.

Nous serons encore plus convaincus de la réalité de cette indépendance quand nous examinerons les Pandanées, chez lesquelles la pénétration des faisceaux de la racine au sein du corps central de la tige a lieu réellement.

Il ne faut pas croire cependant que les faisceaux qui occupent la section transversale du nœud des Graminées doivent exclusivement leur existence à la présence des bourgeons. En effet, dans le but de démontrer, par de nouvelles preuves, l'indépendance absolue de ces faisceaux et des racines adventives, j'ai examiné la structure des nœuds occupant l'extrémité

(1) L. Mangin, *Bull. Soc. des sciences*. Nancy, 1879.

du chaume de Maïs, extrémité qui joue simplement le rôle de support pour les organes reproducteurs.

Les coupes transversales des nœuds, dans cette région, n'offrent jamais de racines adventives, et sont ordinairement, à la base de l'épi de fleurs mâles, dépourvues de bourgeons. Or, j'ai toujours rencontré dans ces nœuds des faisceaux anastomosés, intercalés entre les faisceaux communs et s'étendant dans toute la section du nœud.

L'examen d'un certain nombre d'autres Graminées confirme ce que nous a révélé l'étude du Maïs. Nous étudierons les *Bambusa mitis* et *gracilis*.

Le rhizome du *Bambusa mitis*, à entre-nœuds de longueur variable, développe des pousses aériennes, qui forment, aux nœuds voisins du sol, un grand nombre de racines adventives. Cette espèce présente un excellent exemple de racines rudimentaires latentes, car si l'on examine les pousses aériennes de *Bambusa*, très grosses, subconiques, on aperçoit à chaque nœud, un peu au-dessous de l'insertion des écailles, un certain nombre de protubérances qui représentent autant de jeunes racines constituées sous l'écorce à l'état d'ébauches et qui attendent, pour s'échapper à travers l'écorce, des conditions extérieures convenables.

Si l'on pratique des coupes transversales en ces régions, on coupe les racines suivant leur axe. La tige offre un corps central très développé, rempli de faisceaux dans toute la section, et sans moelle centrale; ce corps central est entouré d'une écorce très réduite représentant à peine le dixième du diamètre total du nœud. Tous les tissus qui composent la tige sont arrivés à l'état durable, excepté dans les régions occupées par les rudiments des bourgeons et des racines. Là, la lignification cesse à peu de distance du sommet de ces organes.

La section de la tige des *Bambusa* étant considérable, les racines et les bourgeons naissent en des points assez éloignés les uns des autres; aussi voit-on nettement dans ces espèces, l'indépendance des faisceaux qui occupent la section transversale d'un nœud et du système fasciculaire des racines. Les

premiers passent entièrement dans le bourgeon, et sont surtout développés au voisinage du point où il s'insère.

Les préparations sur lesquelles les ébauches de racine sont déjà constituées offrent un sujet intéressant d'observation : le mode de formation des vaisseaux ponctués destinés aux racines et aux bourgeons.

Ce mode de formation des vaisseaux est peu connu. En effet, Mohl se borne à signaler le mode de communication des cellules qui composent les vaisseaux aréolés :

« Parfois la plus grande partie de la cloison originelle de-
» meure, et il se forme en son milieu une ouverture ronde
» dont le diamètre égale la moitié ou le tiers de la cloison;
» tantôt cette cloison est traversée par un grand nombre de
» fentes très près l'une de l'autre, de sorte qu'elle ressemble
» aux cloisons d'un vaisseau scalariforme (1). »

M. Schacht (2), étend les observations de M. Mohl. Enfin, Schleiden (3) se borne à rapporter les opinions de Mohl sur ce sujet.

Mais ces savants n'ont pas fait connaître le mécanisme de la perforation des cloisons.

Il m'a paru intéressant de fournir quelques données sur cette question encore inexplorée.

Dans les régions du *Bambusa* où se forment les racines et les bourgeons, on voit (fig. 55, pl. 14), au sein du tissu cellulaire encore jeune et en voie de division, des files de cellules beaucoup plus grandes que les autres, renfermant des noyaux volumineux, qui représentent les ébauches des gros vaisseaux ponctués destinés à ces organes. On peut, dans la même préparation, suivre toutes les phases de la formation de ces vaisseaux.

D'abord dans les régions les plus jeunes (fig. 55), les files de cellules qui se divisent par des cloisons transversales ont leur membrane d'égale minceur partout. Plus bas, la cloison

(1) Mohl, *loc. cit.*, p. 281.
(2) Schacht, *loc. cit.*, § *Die Gefässe der Pflanze*, p. 186.
(3) Schleiden, *loc. cit.*, § *Die Gefässbündel*, p. 181.

transversale se renfle un peu et devient très réfringente (elle offre l'apparence d'un tissu gélifié), en même temps que le protoplasma et les noyaux se rassemblent au milieu de la cellule, et forment un cordon reliant les deux faces transversales opposées. Plus bas encore (fig. 57), chaque cellule ayant grandi, le cordon protoplasmique est rompu et le noyau reste appliqué sur l'une des cloisons transversales; ces cloisons sont encore plus épaissies et prennent l'apparence de fuseaux sur la coupe transversale; leur forme réelle est celle de lentilles biconvexes.

On arrive alors à ce moment dans la région où les parois du vaisseau se ponctuent, tandis que les cloisons transversales persistent toujours avec les deux faces couvertes de granulations protoplasmiques.

Les coupes, pratiquées obliquement par rapport à l'axe de la racine, montrent souvent ces files vasculaires coupées perpendiculairement à leur axe; on peut alors y voir la cloison transversale garnie en son milieu de granulations protoplasmiques et du noyau (fig. 56).

La résorption des cloisons transversales a lieu enfin par un mécanisme que je n'ai pu encore découvrir; en tous cas, le noyau persiste et on le voit refoulé peu à peu sur les parois latérales. La cloison épaissie, d'aspect très réfringent, paraît être de nature différente de la cellulose, car elle ne se colore pas par l'hématoxyline, ni par le chloroiodure de zinc; comme elle prend une faible coloration sous l'action du bleu d'aniline, je serais porté à croire qu'elle se rapproche, par sa nature, de la substance gélifiée.

Quand cette cloison gonflée a disparu, il persiste à l'endroit où elle se trouvait une cloison extrêmement mince, colorable en violet par l'hématoxyline et qui me paraît de nature protoplasmique. On retrouve cette cloison sous la forme d'une plaque violette, qui bouche les trous de communication entre deux cellules vasculaires voisines, quand on examine des coupes transversales des faisceaux communs.

J'ai retrouvé les mêmes faits dans le rhizome du *Calamus*

Draco, ainsi que dans les tiges aériennes du *Spironema;* je me propose de continuer ces recherches, en comparant surtout le mode d'évolution des vaisseaux ligneux et des tubes criblés qui paraissent, d'après ces documents incomplets, assez analogues.

Le Maïs et le *Bambusa* que nous venons d'étudier, n'offrent pas, entre l'écorce et le cylindre central, de formations particulières permettant de fixer la limite précise de ces deux régions de la tige. Le parenchyme cortical passe insensiblement au tissu conjonctif de la région centrale, dans l'intervalle que laissent entre eux les faisceaux communs.

Il n'en est pas toujours ainsi chez d'autres Graminées.

Ainsi, chez l'*Agropyrum repens* (figure 50, planche 14), on constate l'existence d'un endoderme régulier tout autour du corps central. Ses cellules ont leurs parois fortement épaissies, sauf la paroi tangentielle externe. Dans les assises extérieures du corps central confinant à l'endoderme, se sont organisées les racines et leurs faisceaux, qui forment un anneau puissant autour du nœud. Ces assises cellulaires se sont également lignifiées et constituent un appareil de soutien pour la plante. Mais la lignification et l'épaississement ne se sont pas produits d'une façon identique dans l'endoderme et dans les assises qui le renforcent à l'intérieur. En effet, si l'on fait agir d'abord la potasse avant d'examiner les coupes, on constate que les cellules de l'endoderme se sont décomposées en une lamelle moyenne sans changement et des lamelles latérales fortement gonflées et réfringentes sous l'action de la potasse, tandis que les parois des cellules internes, toujours ponctuées, également épaissies dans toute leur masse, ne se séparent pas en lamelle moyenne et lamelle interne, excepté la rangée appliquée contre l'endoderme où il existe des lamelles latérales peu épaisses.

Ainsi, même dans le cas d'une lignification complète des assises externes du corps central, celles-ci se distinguent toujours de l'endoderme lorsqu'il existe, non seulement par l'épaississement inégal des parois, mais encore par la nature même de cet épaississement.

Quand il existe, l'endoderme ne présente pas toujours les caractères que nous venons d'indiquer. Ainsi, chez l'*Arundo donax*, on aperçoit à la partie interne de l'écorce, une rangée de cellules plus volumineuses, dont les parois faiblement lignifiées se colorent par la fuchsine (la coloration est intense sur les faces interne et radiales, nulle sur la face externe). Cette assise, qui a les caractères de l'endoderme des *Ruscus*, *Sisyrinchium*, etc., est séparée des faisceaux libéroligneux communs par une couche épaisse de tissu, dans lequel on aperçoit d'abord des faisceaux libéroligneux courant superficiellement jusqu'à la base des racines, puis quelques assises de parenchyme intercalées entre l'endoderme et les faisceaux des racines.

Ici l'endoderme est encore caractérisé et bien distinct des tissus qui le limitent en dedans. On trouve des dispositions analogues dans le *Cynodon Dactylon*.

La structure des autres Graminées, remarquable par sa constance, ressemble, pour ce qui concerne l'origine et l'insertion des racines, à celle des plantes que j'ai prises comme exemples, sauf quelques variations sans importance.

b. *Commélynées*.

Les Commélynées constituent un groupe naturel, tant par leur morphologie externe que par leur structure interne. Je l'ai étudié spécialement au point de vue de l'insertion des racines sur la tige.

M. Trécul (1) a montré que les racines s'insèrent, chez le *Tradescantia zebrina*, sur un faisceau transversal. M. de Bary, en décrivant avec détail l'insertion des racines, rectifie les vues de M. Trécul, en indiquant que le faisceau transversal du *Tradescantia zebrina* est constitué par les ramifications et les anastomoses du faisceau radial des racines.

Il s'exprime ainsi : « Chez quelques espèces, le faisceau des racines (le corps central) pénètre horizontalement dans la tige jusqu'au cercle formé par les faisceaux propres, et là se

(1) A. Trécul, *loc. cit.*, p. 318, et fig. 3, pl. 15.

partage en rameaux divergents qui s'anastomosent ensemble et constituent un anneau transversal peu élevé entourant la périphérie de la tige (*Tradescantia albiflora*, *Commelyna agraria*, etc.).

» Mais chez d'autres espèces (*T. zebrina*, *T. virginica*, *Maravelia zeylanica*), cet anneau de faisceaux anastomosés envoie de nombreux rameaux en direction centripète, qui s'étendent à travers tout le nœud et s'anastomosent avec les faisceaux de la tige et ceux du bourgeon (1). »

Dans ce cas, ils formeraient, d'après M. de Bary, un réseau semblable à celui qui caractérise les nœuds des Graminées.

J'ai déjà montré plus haut que les faisceaux des racines étaient étrangers, chez les Graminées que j'ai étudiées, à la constitution du réseau fasciculaire occupant le diaphragme des nœuds. Les observations que j'ai faites chez quelques Commélynées, m'amènent au même résultat pour les plantes de cette famille.

Le *Spironema fragrans*, que nous prendrons d'abord comme exemple, est une Commélynée à tige rampante, qui développe à chacun de ses nœuds un nombre variable de racines adventives.

La section transversale d'un entre-nœud offre un corps central assez développé, entouré d'une écorce étroite, comme cela est la règle chez toutes les plantes de cette famille. Le parenchyme qui compose l'écorce, ainsi que celui qui sépare les nombreux faisceaux libéroligneux du corps central, est rempli de grains d'amidon, excepté deux ou trois assises cellulaires, situées à la périphérie du corps central, qui tranchent par leur transparence, sur l'opacité des tissus voisins.

La limite de l'écorce et du corps central est alors nettement indiquée, malgré l'absence de caractères particuliers à l'assise corticale interne.

La structure des nœuds est assez semblable à celle des entre-nœuds, mais le parenchyme de l'écorce et le tissu conjonctif du corps central ne renferment pas de grains d'amidon ou en contiennent peu. En outre, l'assise extérieure aux fais-

(1) De Bary, *loc. cit.*, p. 328.

ceaux libéroligneux qui occupent la périphérie, est devenue génératrice et a organisé la couche dictyogène, au sein de laquelle se forment les racines adventives et le réseau radicifère, qui constitue, dans cette espèce, un anneau transversal situé un peu au-dessus de l'insertion des feuilles.

Quand on examine des nœuds assez âgés, les racines qui s'y développent sont constituées, et l'on trouve le réseau formé par un anneau de faisceaux anastomosés qui, dans cette espèce, ne présente pas les rameaux divergents vers le centre, signalés par M. de Bary.

Des coupes, pratiquées dans les nœuds où les racines ne sont pas encore apparentes à l'extérieur, présentent à côté de ces organes déjà constitués sous l'écorce avec toutes leurs régions anatomiques, la couche dictyogène en activité. Ces coupes sont excellentes pour démontrer que la couche dictyogène provient de l'assise périphérique du corps central, assise qui dans les entre-nœuds reste simple, et dont les cellules ne renferment pas d'amidon, tandis qu'à l'endroit où se forment les racines, et là seulement, elle devient génératrice.

On peut observer, dans la couche dictyogène, la formation des vaisseaux et retrouver les stades d'évolution que j'ai signalés à propos des *Bambusa* et du *Calamus Rotang*.

Si l'on veut étudier la première ébauche des racines, il faut, par des coupes successives, remonter, depuis les nœuds où ces organes sont déjà caractérisés, vers le sommet végétatif. J'ai constaté qu'il fallait remonter jusqu'au sommet, à l'endroit où les feuilles ne sont pas encore épanouies, pour rencontrer des racines en voie de formation, et j'ai parcouru jusqu'à dix et douze nœuds à partir de la région où les racines sont constituées avec leurs régions anatomiques, sans trouver de changements appréciables dans chacun de ces organes. Le *Spironema* nous offre, ainsi d'ailleurs que les autres Commélynées, un nouvel exemple de la présence de racines rudimentaires latentes; en effet, dès que ces organes sont individualisés dans l'écorce, ils subissent un arrêt de croissance et attendent, pour que l'ac-

tivité cellulaire se réveille en eux. des conditions extérieures favorables.

L'absence de rameaux qui divergent de l'anneau transversal formant le réseau radicifère, dans l'intérieur du corps central chez le *Spironema fragrans*, ne me permet pas de confirmer ou d'infirmer les vues émises par M. de Bary, sur la pénétration des faisceaux de la racine dans les nœuds.

Pour résoudre cette question, j'ai examiné le *Cyanotis villosa* et le *Zebrina discolor*. Les figures 58 et 59, planche 14, représentent deux coupes de *Zebrina discolor* (1), pratiquées dans les nœuds.

La première coupe (fig. 58) passe par le plan d'insertion des racines adventives, la seconde (fig. 59), située au-dessous de la précédente, passe par le plan de sortie des faisceaux destinés à la feuille et au bourgeon.

Dans la première, on voit une racine *r* s'échappant de l'écorce, et une seconde, *r'*, encore à l'état d'ébauche. Le système fasciculaire de la première s'étale à la surface de l'anneau formé par le réseau radicifère *fr*, et l'on peut constater que tous les faisceaux de cette racine se continuent avec ceux du réseau, sans même s'appliquer sur les faisceaux communs *f*, qui renforcent celui-ci à sa région interne.

Il n'y a dans cette coupe aucun vestige de rameaux centripètes.

Dans la seconde coupe, le réseau radicifère, déjà moins développé, est interrompu de place en place pour la sortie des faisceaux destinés à la feuille et au bourgeon. Toute la section du corps central est parcourue par de nombreux faisceaux anastomosés; ainsi qu'on peut le constater, ces rameaux fasciculaires ne s'échappent pas du réseau radicifère superficiel, mais bien des faisceaux occupant le cercle externe. Ces faisceaux vont s'anastomoser jusqu'au centre de la tige avec les faisceaux foliaires.

(1) Cette plante est celle que M. Trécul a étudiée dans son mémoire sous le nom de *Tradescantia zebrina*, et dont il donne une figure (fig. 3, pl. XV).

On voit ainsi que le réseau qui occupe la section transversale du nœud chez le *Zebrina discolor*, est indépendant des racines; car, d'une part, celles-ci occupent sur la circonférence des places indéterminées, tandis que les rameaux centripètes reliant les faisceaux extérieurs aux faisceaux centraux ont une situation fixe, et, d'autre part, l'insertion des racines est située au-dessus du plan formé par ce réseau, plan qui coïncide avec le plan de sortie des faisceaux foliaires et des faisceaux destinés au bourgeon. Le *Cyanotis villosa*, ainsi que le *Tradescantia Virginica*, confirment ces observations.

L'étude de l'évolution des tissus dans les nœuds vient appuyer l'examen des tissus à l'état durable.

En effet, si l'on pratique dans le *Cyanotis villosa* des coupes passant par les nœuds de la tige encore très jeune, on voit que le tissu conjonctif du corps central s'organise en cordons de procambium, pour préparer la formation du réseau occupant la section transversale. Ces cordons de procambium, au lieu d'apparaître d'abord sous la base des racines, comme cela devrait être si ces organes avaient quelque influence sur leur évolution, apparaissent d'abord au centre de la tige, et progressent en direction centrifuge pour atteindre, en dernier lieu, à la périphérie du corps central, les faisceaux communs.

Par conséquent, les nœuds des Commélynées sont, au point de vue du mode d'insertion des racines, comparables aux nœuds des Graminées; mais cette comparaison s'établit sur des bases opposées à celles qu'indique M. de Bary, c'est-à-dire que les racines et le système fasciculaire qui unit ces organes à la tige ne concourent jamais à la formation du lacis de faisceaux qui occupe, chez beaucoup de ces plantes, la section transversale des nœuds.

Chez toutes les Commélynées, le réseau radicifère forme seulement un anneau entourant le corps central et situé un peu au-dessus des bourgeons et de l'insertion des feuilles.

Les autres plantes à tige aérienne, développant des racines

aux nœuds, n'offrent pas cette constance dans le port et dans la structure, si caractéristique pour les Graminées ou les Commélynées.

Je me bornerai à citer quelques exemples :

Vanilla planifolia. — Parmi les Orchidées, les différentes espèces de *Vanilla* constituent des plantes dont la tige grimpante, très longue, développe, à chaque nœud, ordinairement une seule racine adventive.

La structure de la zone qui sépare l'écorce du corps central paraît, à la première inspection, un peu anormale.

En effet, la coupe transversale de la tige montre, à un faible grossissement, l'écorce et le corps central constitués par du parenchyme à cellules isodiamétrales très grandes, et séparés l'un de l'autre par une gaine de cellules très petites, uniformément lignifiées, formant le plus souvent deux assises irrégulièrement agencées.

Cette gaine, nettement délimitée sur ses deux faces, n'a pas plus de rapports avec l'écorce qu'avec le corps central à l'état adulte, comme on peut le voir sur la figure 47, planche 13.

Le corps central renferme seul les faisceaux libéroligneux ; ces faisceaux, volumineux au centre même de la tige, deviennent de plus en plus grêles à mesure qu'on s'avance vers la périphérie. Les plus étroits, réduits à un ou deux vaisseaux spiralés et protégés par un arc fibreux externe, sont toujours séparés de la gaine par quatre ou cinq assises du tissu conjonctif, au lieu d'en être seulement séparés par l'assise périphérique, comme cela est la règle chez toutes les Monocotylédones.

Les racines s'insèrent de telle sorte que leur cylindre central, s'aplatissant peu à peu, s'applique aux faisceaux les plus extérieurs en formant un réseau de faible étendue en direction transversale, mais assez développé en direction longitudinale. L'endoderme de ces racines se continue avec la gaine particulière à assises multiples de la tige. Quand plusieurs racines naissent au nœud, le réseau est plus développé

et entoure une partie de la tige au voisinage de leur point d'insertion.

Quelle est la nature de la gaine qui sépare l'écorce du corps central? M. Sanio (1), en signalant cette gaine dans le *Vanilla aromatica*, insiste sur l'existence de cellules de parenchyme qui la séparent des faisceaux les plus extérieurs; mais, se fondant sur l'analogie qu'elle présente avec la gaine du *Berberis vulgaris* ou du *Diphylleia cymosa*, il l'assimile à la gaine externe qui contient, chez les autres plantes, les faisceaux de la périphérie du corps central. Je ne crois pas cette assimilation fondée. La gaine du *Vanilla planifolia* est identique à celle de l'*Alstrœmeria Ligtu* (fig. 82, pl. 16), l'une et l'autre sont en concordance parfaite avec l'endoderme des racines adventives développées sur la tige. Pour ces raisons, je considère la gaine à assises multiples du *Vanilla planifolia* comme une dépendance de l'écorce : c'est un endoderme.

Les *Phajus* à tige renflée ne présentent pas d'endoderme à la limite de l'écorce et du corps central; cette limite est seulement indiquée par le réseau radicifère, assez important à la base. L'appareil de soutien est peu développé chez ces plantes, comme chez les *Vanilla*, mais pour des raisons différentes. Les *Epidendrum*, à tige grêle verticale, manquent d'endoderme, mais la gaine externe est très développée. Il y a même une lignification de tout le parenchyme central. Le réseau radicifère n'existe aussi qu'aux nœuds.

Philodendron.— Parmi les Aroïdées étudiées avec tant de soin par M. Van Tieghem, les *Philodendron* nous offrent un exemple de plantes à tiges grimpantes, développant des racines aux nœuds. Dans les tiges des espèces de ce genre, il n'existe pas d'endoderme normal séparant l'écorce du corps central, et la limite de ces deux régions n'est indiquée, dans les entre-nœuds, que par un cercle circonscrit aux faisceaux les plus extérieurs.

Mais aux nœuds, les racines adventives s'insèrent sur un

(1) Sanio, *Bot. Zeit.*, 1864, p. 222.

réseau, dont les faisceaux anastomosés constituent une limite très nette entre la région corticale et la région centrale.

L'étendue et la puissance de ce réseau peuvent être connues par la dissection de fragments de plantes, après ébullition dans la potasse et coloration par la fuchsine. On se convainc ainsi de l'existence du réseau, qui occupe toute la surface du corps central et s'étend sur une longueur de quelques centimètres. On observe les mêmes faits chez les *Anthurium*.

IV. — Monocotylédones arborescentes a croissance ininterrompue en épaisseur.

Les Monocotylédones arborescentes, dont la tige croît plus ou moins en épaisseur avec l'âge de la plante, sont assez nombreuses. Elles comprennent quelques familles : Liliacées (*Yucca*, *Beaucarnea*, *Aloe*, etc.) ; Asparagées (*Dracæna*, *Cordyline*, *Aletris*, etc.) ; Amaryllidées (*Agave*, *Furcroya*, *Crinum*, etc.) ; Dioscorées (*Tamus communis*, etc.).

Chez ces plantes, si l'on pratique des coupes transversales de la tige dans la région qui porte les racines, on constate que les faisceaux de ces derniers organes s'insèrent sur le système des faisceaux formés au sein du méristème secondaire, mais à une profondeur variable, suivant l'époque de leur formation; les plus âgés s'insèrent profondément, les plus jeunes superficiellement.

On peut encore constater les rapports des faisceaux secondaires chez ces plantes, avec le système fasciculaire des racines, en isolant par macération ou par dissection après ébullition dans la potasse, le système des faisceaux libéroligneux. On s'aperçoit que les faisceaux des racines se déploient, en rayonnant à la surface de la tige, et se continuent avec les faisceaux secondaires qui, au lieu de rester parallèles entre eux, décrivent une courbe sinueuse et s'anastomosent ensemble, comme M. Millardet (1) l'a fait connaître pour les *Yucca* et les *Dracæna*.

(1) Millardet, *loc. cit.*

Ainsi, chez les Monocotylédones arborescentes, on ne trouve aucune trace du réseau radicifère, si caractéristique chez les Monocotylédones à croissance limitée en épaisseur; mais le système des faisceaux secondaires constitue, chez elles, l'intermédiaire vasculaire entre les racines et la tige. Si l'on remarque que ces faisceaux, formés aux dépens d'un méristème spécial, sont indépendants des feuilles, on trouvera sans doute en les comparant au réseau radicifère, une grande analogie au point de vue physiologique. Mais l'analogie des fonctions ne suffit pas pour identifier ces deux formations, puisque nous connaissons beaucoup d'exemples de fonctions identiques accomplies par des organes morphologiquement différents. Nous devons étudier et comparer le développement de ces régions investies du même rôle. C'est seulement l'identité d'origine et de situation, jointe à la similitude de fonction, qui nous autorisera à considérer la couche de méristème secondaire des Aloïnées, par exemple, comme une exagération du réseau radicifère. Elle représenterait alors, non seulement l'appareil chargé de mettre en communication les racines et la tige, mais encore un organe de soutien pour la tige, et ce dernier rôle expliquerait seul le développement considérable qu'elle présente chez certaines espèces.

Examinons d'abord le *Crinum americanum*. Cette plante offre une tige en partie aérienne, en partie souterraine. La région souterraine développe de nombreuses racines adventives. Une coupe transversale de la partie aérienne montre, à l'intérieur de l'écorce assez développée, un corps central dans lequel sont épars les faisceaux communs. A la périphérie, les faisceaux, plus nombreux, sont formés aux dépens d'un méristème secondaire peu actif dans cette région. Mais si l'on examine la tige dans sa région souterraine, le nombre des faisceaux situés à la périphérie et formés toujours aux dépens du méristème secondaire est plus considérable. Ces faisceaux (pl. 14, fig. 60) s'anastomosent entre eux et avec les racines que la tige porte en grand nombre. L'assise corticale interne ne prend pas les caractères ordinaires de l'endoderme, et le

parenchyme de l'écorce se continue sans interruption avec celui du corps central. A part cette circonstance, il existe une parfaite analogie entre la structure et le rôle des faisceaux anastomosés qui occupent la périphérie de la tige du *Crinum*, et les faisceaux du réseau radicifère de l'*Asphodelus luteus*, ou de l'*Antholyza æthiopica* (1).

Les Aloïnées sont plus intéressantes à étudier que les *Crinum*, car elles offrent un type de transition entre les Monocotylédones à croissance limitée en épaisseur, et celles dont la tige s'accroît régulièrement avec l'âge. Je prendrai comme exemple l'*Aloe chinensis*. Cette espèce présente, comme le *Crinum*, une tige souterraine développant les racines et une tige aérienne ; cette dernière, dénudée sur sa plus grande longueur, est terminée par un bouquet de feuilles.

Une coupe longitudinale du sommet nous offre la répétition des faits observés dans les coupes analogues chez l'*Iris sibirica*, c'est-à-dire : l'évolution du massif terminal de méristème aux dépens d'un nombre variable d'initiales, l'épiderme étant toujours différencié, l'ébauche des feuilles, et enfin, plus bas, la division de la section de la tige en une région centrale et une région périphérique, séparées par un cercle où le méristème primitif se conserve plus longtemps.

Un peu plus bas, la différenciation en tissus durables est terminée, mais on trouve (fig. 61, pl. 15) immédiatement appliquée contre les terminaisons inférieures des faisceaux communs, une assise de cellules *n* qui se cloisonnent en direction tangentielle. Elle est immédiatement recouverte par les cellules corticales, dans lesquelles des cloisons apparaissent encore çà et là ; en outre, les assises internes de l'écorce renferment des grains d'amidon de très petite taille.

La présence des grains d'amidon est un des meilleurs caractères pour indiquer, avec quelque certitude, la limite interne des assises corticales, dans les organes jeunes ou les tiges

(1) Je rappelle l'existence de cellules spiralées isolées dans les lacunes du parenchyme cortical de la tige du *Crinum americum*. Voyez, pour plus de détails, L. Mangin, *Ann. sc. nat.*, 6e sér., t. XIII, p. 208, 1882.

adultes, quand l'endoderme ne se différencie pas à la manière normale.

Cette assise spéciale, où les cloisons se forment régulièrement, représente l'assise périphérique du cylindre central, et constitue l'assise génératrice du méristème secondaire, dont l'activité se manifeste beaucoup plus bas. Ainsi, l'origine du méristème secondaire est ici la même que l'origine de la couche dictyogène formatrice du réseau. L'examen des coupes longitudinales d'*Agave* et de *Beaucarnea* confirme les résultats que je viens d'énoncer pour l'*Aloe chinensis*.

Suivons maintenant l'évolution du méristème issu de cette assise génératrice, dont nous venons de faire connaître l'origine. Une première coupe transversale, pratiquée à la base de la région couverte par les feuilles, montre, immédiatement appliquées contre les faisceaux communs, quelques assises cellulaires en voie de cloisonnement plus actif que dans la coupe précédente. C'est le méristème secondaire, dont l'activité se manifeste à une distance assez grande de la région où son assise génératrice s'est individualisée.

Il n'y a pas encore de faisceaux libéroligneux formés, et l'endoderme n'existe pas. On conçoit son absence, car cette formation, ne protégeant que les tissus arrivés à l'état durable, ne peut exister dans cette région où la multiplication cellulaire reprend une certaine activité. La figure 62, planche 15, représente une coupe transversale de la même tige, au niveau de la région souterraine. Là, entre le parenchyme fondamental primaire de l'écorce et du corps central, il s'est intercalé un parenchyme secondaire dont les cellules sont disposées en séries radiales très régulières. Au sein de ce parenchyme, il existe un certain nombre de faisceaux libéroligneux d'origine secondaire, les uns complètement formés, d'autres encore à l'état procambial. La zone de méristème est alors refoulée vers l'extérieur, et les cellules corticales qu'elle touche se cloisonnent de temps en temps en direction tangentielle. Dans beaucoup d'entre elles on voit des paquets de raphides; l'exis-

tence et l'abondance de ces cristaux sont un signe de l'activité cellulaire dans ces régions.

Enfin, la coupe de la figure 64, planche 15, toujours pratiquée dans l'*Aloe chinensis*, correspond à la région souterraine où les racines sont complètement formées.

Le méristème secondaire a donné naissance à une couche assez épaisse de tissus secondaires : parenchyme et faisceaux, appartenant presque exclusivement à la région centrale. Quelques-uns des faisceaux, coupés obliquement, sont en relation avec les racines voisines. Mais le méristème secondaire a perdu son activité, et les tissus de la tige, transformés en tissus durables, rendent impossible un accroissement futur en épaisseur. En outre, les cellules corticales profondes, après avoir subi quelques cloisonnements, montrent, sur l'assise interne, l'endoderme si caractéristique dans les Monocotylédones étudiées jusqu'ici. On peut remarquer enfin, qu'à partir de la région où l'endoderme est caractérisé, l'évolution des tissus est achevée, et les racines ne se développent plus.

La comparaison des coupes qui viennent d'être décrites, celle des deux dernières surtout, suggère d'importantes réflexions. L'une (fig. 63), où le méristème secondaire est en pleine activité, réalise la disposition des tissus comme on l'observe chez toutes les Monocotylédones à croissance illimitée en épaisseur. Cette figure, à part quelques modifications sans importance, est identique à celles qu'on obtiendrait en représentant le méristème secondaire et les tissus formés par son activité chez les *Dracæna*, *Yucca*, etc. L'autre (fig. 64), qui représente le méristème dont l'activité a cessé, réalise les dispositions si nombreuses que nous avons observées chez les Monocotylédones à croissance limitée en épaisseur, notamment chez l'*Asphodelus luteus*, le *Sisyrinchium striatum*, l'*Antholyza æthiopica*.

Ainsi, nous trouvons une similitude complète d'origine, de structure et de fonctions, entre le réseau radicifère de ces dernières plantes et les faisceaux secondaires de l'*Aloe chinensis*. Pouvons-nous continuer à envisager le méristème secondaire

des *Aloe* et les tissus résultant de leur activité, comme des formations spéciales à ces dernières plantes et dont on ne retrouve pas l'équivalent chez les Monocotylédones à croissance limitée? Jè ne le crois pas, et dans l'impossibilité de trouver une différence entre le réseau radicifère d'*Antholyza* ou de *Musa*, par exemple, et les faisceaux secondaires des *Aloe*, je pense qu'on doit, sinon identifier, au moins rapprocher ces deux formations.

Les faits que je viens de signaler s'appliquent non seulement à l'*Aloe chinensis*, mais à d'autres Aloïnées : *Aloe umbellata*, *vittata*, *tortuosa*, etc.

D'ailleurs, une observation faite sur l'*Agave americana* permet de confirmer l'analogie que je viens d'indiquer entre les faisceaux secondaires des Aloïnées et le réseau radicifère de la majorité des Monocotylédones. Cette plante porte, comme on sait, sur la portion souterraine, un grand nombre de bourgeons qui se développent sous la forme de stolons souterrains. Ces stolons, composés d'un nombre variable d'entre-nœuds, se terminent par de jeunes pousses feuillées d'*Agave*, et chacune d'elles, développant des racines à sa base, est susceptible d'acquérir un développement équivalent à la plante mère dont elle est une ramification. La structure des stolons et des pousses feuillées qui les terminent est intéressante à observer.

La coupe transversale d'un stolon nous offre, à l'intérieur d'une écorce assez large, le corps central renfermant un petit nombre de faisceaux libéroligneux. L'écorce, protégée extérieurement par quelques assises de liège, offre, à la limite du corps central, un endoderme très régulier dont les cellules à parois épaissies affectent, sur la coupe, la forme en V. Entre cet endoderme, interrompu de loin en loin pour la sortie des faisceaux des écailles du stolon, et les faisceaux libéroligneux les plus extérieurs, il existe toujours au moins une assise cellulaire représentant l'assise périphérique du cylindre central.

On ne trouve pas de formations secondaires dans toute l'étendue du stolon, il n'y a pas non plus de réseau radicifère, aussi le stolon ne porte-t-il jamais de racines.

C'est seulement à la base de la pousse feuillée qui le termine, que les racines apparaissent, d'abord rares, puis très nombreuses et disposées tout autour de la tige. Alors, si l'on pratique une série de coupes transversales de plus en plus rapprochées de la pousse feuillée terminale, on voit que les cellules de l'endoderme se dissocient peu à peu, et que les cellules de cette assise, d'abord étroitement appliquées l'une contre l'autre, se séparent en groupes plus ou moins nombreux; la figure 65 de la planche 15 représente la coupe d'un stolon au moment où l'endoderme est déjà rompu.

La dissociation de l'endoderme continue toujours et, à l'endroit même où commencent à se développer les racines, cette assise limitante a disparu. Mais, à cette place, les assises extérieures au corps central, situées par conséquent à l'intérieur de l'endoderme, se cloisonnent en direction tangentielle, et organisent un méristème dans lequel se forment les racines et le système fasciculaire qui les rattache à la tige. La figure 66, de la planche 15, montre une coupe transversale du stolon déjà figuré précédemment, mais au moment où le méristème secondaire est en train de se constituer dans la région périphérique du corps central. Le maximum de l'activité du méristème secondaire est situé précisément dans la région où les racines se développent, et en si grand nombre qu'elles se pressent les unes contre les autres. C'est exclusivement sur les faisceaux libéroligneux formés au sein de ce méristème secondaire, que leur système vasculaire prend son insertion, et à une profondeur variable : les racines les plus éloignées du sommet s'insérant profondément dans la couche de tissus secondaires, tandis que les racines situées le plus près du point végétatif s'insèrent dans les faisceaux superficiels de récente formation.

Grâce à la multiplicité des surfaces d'absorption développées à la base de la pousse feuillée qui termine le stolon, celle-ci acquiert une puissance de végétation très grande. Aussi sa tige s'élargit-elle bientôt, tout en conservant une très faible hauteur. Pendant ce temps, le stolon, qui devait nourrir le

bourgeon terminal avant l'épanouissement de ses racines, se flétrit, et toute communication avec la plante mère est interrompue.

J'ai rencontré une disposition analogue chez une Iridée, le *Crocosmia aurea*, pour ce qui concerne l'épanouissement des bourgeons. Ceux-ci, en effet, au lieu de se développer à l'aisselle des écailles du bulbe, comme autant de caïeux, se développent en autant de stolons grêles, souterrains, qui se terminent chacun par une pousse feuillée, et s'épanouissent au printemps. Le développement des racines à la base de chacune d'elles, s'opère comme chez l'*Agave americana*. La seule différence consiste en ce que, chez le *Crocosmia aurea*, la couche dictyogène perd son activité dès que le réseau et les racines qui occupent la base du bulbe sont constitués, tandis que chez l'*Agave americana*, le méristème secondaire, né à la place de la couche dictyogène, conserve son activité pendant la vie de la plante, et favorise ainsi le développement continu de nouvelles racines.

Il me paraît donc possible d'assimiler le méristème secondaire de l'*Agave americana* à la couche dictyogène, et les faisceaux libéroligneux qui s'y forment, au réseau radicifère. Cette assimilation paraîtra bien plus vraisemblable, si l'on remarque que la tige des *Agave* n'atteint jamais, on le sait, une hauteur considérable, et par suite, que les faisceaux libéroligneux propres à cette tige n'ont pas d'importance comme organes de soutien.

Ces faisceaux n'ont donc d'autre rôle que de servir d'intermédiaire entre les faisceaux communs et les racines adventives développées en grand nombre à la base de la tige.

Les observations que je viens de présenter concernant les relations des faisceaux secondaires avec les racines adventives, s'appliquent également au *Fourcroya tuberosa*, voisin de l'*Agave*, ainsi qu'au *Beaucarnea tuberculata* et au *Tamus communis*, peut-être aussi au *Tamus elephantipes*, ainsi que cela paraît résulter des descriptions de Mohl (1).

(1) Mohl, *Vermischte Schriften*.

Il reste maintenant à étudier, au même point de vue, les Monocotylédones arborescentes, dont la tige atteint des dimensions parfois considérables, telles que *Dracæna*, *Aletris*, *Cordyline*, *Yucca*.

L'origine du méristème secondaire chez ces plantes est la même que celle de la couche dictyogène. On le démontre à la fois, par l'examen du développement des tissus au sommet végétatif, et par l'étude des plantules de germination.

Prenons comme exemple l'*Aletris fragrans*, voisin des *Dracæna*, chez lesquels, ainsi que l'a démontré M. Millardet, le méristème secondaire apparaît tardivement et assez loin du point végétatif.

Si l'on pratique une série de coupes transversales, en remontant graduellement de la région où le méristème secondaire est en activité jusqu'au point où ce méristème prend naissance, on peut saisir toutes les phases de son évolution.

La figure 70, planche 16, représente une coupe transversale de l'*Aletris fragrans*, dans la région de la tige où le méristème prend naissance.

On voit d'abord que les cellules corticales internes, et quelques-unes des cellules extérieures du parenchyme du corps central interposé aux faisceaux communs, renferment de l'amidon. Mais à la limite du cercle formé par ces derniers, il existe une assise plus ou moins régulière de cellules où le cloisonnement en direction tangentielle a commencé à se produire. Cette assise génératrice est l'ébauche du méristème secondaire.

D'ailleurs l'examen du sommet des organes en voie de croissance n'a pas l'importance de l'examen des plantules de germination, car dans ces dernières, on peut suivre la première évolution du méristème secondaire jusqu'au voisinage de l'endoderme des racines.

Prenons comme exemple une plantule de germination de *Yucca gloriosa*, âgée d'un an.

La figure 67 de la planche 15 représente la coupe transversale de cette plantule vers la base, où les faisceaux libéro-

ligneux sont déjà caractérisés comme faisceaux de tige. Le cloisonnement a lieu dans les cellules *n* qui confinent aux masses libériennes des faisceaux communs, tandis que les cellules les plus éloignées restent encore indivises. La figure voisine (fig. 68) représente une coupe de la même plantule, pratiquée dans une région plus élevée. Le cloisonnement s'est étendu à une région beaucoup plus grande de la tige, et, au sein du parenchyme secondaire déjà formé, s'organisent des groupes de faisceaux à cellules vasculaires courtes, ponctuées.

Le méristème s'est bien constitué à l'origine aux dépens de l'assise périphérique du cylindre central, car si l'on pratique, dans ces plantules, des coupes longitudinales passant par l'axe de la tige et de la racine principale (la figure 69, pl. 15, représente l'une de ces coupes), on constate qu'à la limite de la racine et de la tige, l'endoderme *end*, à cellules pourvues de l'épaississement en V, qui protégeait la racine, disparaît avec ses caractères particuliers. Mais cette assise limitante, nettement caractérisée autour de la racine, se continue sur la tige, par une assise à parois minces, dont les cellules se cloisonnent plus ou moins activement en direction tangentielle. En même temps, le péricambium de la racine *ap* se continue dans la tige par une couche *n* à plusieurs assises, intercalée entre les faisceaux communs et l'assise continuant l'endoderme. Cette couche représente le méristème secondaire au sein duquel on aperçoit quelques faisceaux à l'état procambial.

J'ai vérifié les mêmes faits chez l'*Aloe vittata*, l'*Agave macroacantha*, le *Yucca filamentosa*, pour ce qui concerne l'évolution des plantules de germination, et chez les *Dracæna phrynioides*, *Yucca flexuosa*, *Dracæna congesta*, pour le développement des tissus au point végétatif.

Mais si les circonstances de l'apparition du méristème secondaire chez les *Dracæna* et les *Yucca*, sont identiques à celles que nous ont montrées les *Agave* et les *Aloe*, les dispositions du système des faisceaux secondaires sont un peu différentes.

Ces faisceaux forment une couche d'épaisseur variable, qui

entoure la tige dans toute sa longueur, et dans laquelle ils courent en suivant la course indiquée par M. Millardet chez le *Yucca aloifolia*. C'est seulement dans la région souterraine de la tige, que ces faisceaux contractent des connexions avec les racines qu'elle développe.

Deux cas différents se présentent alors. Ou bien les racines les plus anciennes, conservant le type de structure général chez les Monocotylédones, lignifient leurs tissus et sont bientôt incapables de former de nouveaux organes d'absorption. Elles sont alors remplacées, dans ce rôle physiologique, par des racines adventives développées au sein du méristème secondaire, et dont l'insertion rappelle celle des racines sur le réseau radicifère (*Yucca gloriosa*, *Dracæna phrynioides*, *D. congesta*.)

Ou bien, ainsi que M. Wossidlo l'a constaté le premier (1), il arrive, chez quelques espèces (*D. racæna marginata*, *D. frutescens*, *D. Draco*, *Aletris fragrans*), que les racines développées les premières persistent pendant toute la vie de la plante, parce qu'il apparaît chez elles un méristème secondaire constitué aux dépens du péricambium, de telle sorte que le système des faisceaux secondaires s'étend sans interruption sur toute la longueur de la tige et des racines.

Le mode d'insertion des racines latérales chez ces dernières plantes, soit qu'elles naissent sur la tige ou sur la racine, est remarquable. En effet, les faisceaux de chaque racine latérale se déploient en étoile à la surface du corps central de l'axe sur lequel ils s'insèrent (tige ou racine), et forment tout autour un réseau fasciculaire plus ou moins étendu, qui se continue avec les faisceaux formés au sein du méristème secondaire.

En résumé, les Monocotylédones caractérisées par la croissance plus ou moins grande de la tige en épaisseur, offrent tous

(1) Wossidlo, *Uber den Bau und das Wachsthum der Drachenbäume*. Je n'ai pas pu me procurer le mémoire de M. Wossidlo. Je ne connais les résultats de ses recherches que par l'extrait qu'en a publié M. de Bary, dans son ouvrage d'Anatomie comparée. On m'excusera donc de ne l'avoir pas signalé dans l'historique.

les types de transition avec les Monocotylédones dépourvues de cette croissance.

Un premier groupe, constitué par les Aloïnées (*Aloe*, *Gasteria*, *Apicra*), nous présente un méristème secondaire identique à la couche dictyogène, et dont l'activité est temporaire. Son activité cesse au moment où la tige est dépourvue de la propriété de former des racines adventives.

Dans un second groupe, constitué par les *Agave*, *Fourcroya*, *Beaucarnea*, *Tamus*, le méristème secondaire est toujours actif pendant la durée de la vie, mais il se borne à constituer un système de faisceaux anastomosés reliant les racines adventives à la tige, car celle-ci n'atteint jamais de grandes dimensions en hauteur, elle reste presque complètement souterraine. Ici encore, le méristème secondaire est identique par son origine et son rôle à la couche dictyogène.

Le dernier groupe enfin, qui renferme des espèces arborescentes (*Dracæna*, *Cordyline*, *Aletris*, *Yucca*), diffère des précédents en ce que les faisceaux nés au sein du méristème secondaire enveloppent la tige sur toute sa hauteur, quoique celle-ci ne développe des racines qu'à sa base.

Ces faisceaux sont toujours les seuls intermédiaires entre le tissu conducteur de la tige et celui des racines, mais ils constituent aussi un appareil de soutien pour la tige.

Par son origine, par ses fonctions, le méristème secondaire des *Dracæna* peut donc être, en raison de l'existence des groupes précédents, rapproché de la couche dictyogène; il en diffère par une plus grande activité, que justifie le rôle de support rempli par les faisceaux qui s'y développent.

Les observations que j'ai présentées ne concernent que l'appareil végétatif de ces plantes. Les appareils reproducteurs, toujours dépourvus de racines, ne présentent pas de croissance en épaisseur, et leur structure est identique à celle des appareils reproducteurs des autres Monocotylédones, notamment des Iridées et des Liliacées, ainsi que je l'ai vérifié pour les Aloïnées, les *Yucca*, etc.

V. — Monocotylédones arborescentes dépourvues de l'accroissement en épaisseur. — Pandanées.

Je prendrai spécialement comme exemples les *Pandanus*, sur la structure desquels nous possédons seulement les observations que M. Van Tieghem a consignées dans son mémoire classique sur les Aroïdées (1). Ces plantes constituent, on le sait, des arbres dont la tige s'élargit graduellement de la base au sommet, et ne tient au sol que par des racines adventives qu'elle développe en différents points de sa hauteur.

Examinons la structure de la tige dans la région arrivée à l'état durable. Une coupe transversale (fig. 74, pl. 16) de cette tige, chez le *Pandanus odoratissimus*, montre, à l'intérieur d'une écorce très étroite, le corps central développé renfermant exclusivement les faisceaux libéroligneux. Le parenchyme de l'écorce, formé de cellules polyédriques agencées sans régularité, renferme quelques faisceaux fibreux. Le corps central contient un grand nombre de faisceaux, pourvus chacun d'un puissant arc fibreux externe, épars au centre, très serrés à la périphérie; ces faisceaux sont séparés par du parenchyme dont les cellules, à parois minces dans la région centrale, s'épaississent peu à peu vers la périphérie, de façon à englober dans une masse commune les faisceaux les plus extérieurs. On peut ajouter que l'assise corticale *end*, qui limite le corps central, présente les caractères d'un endoderme.

Si l'on examine les coupes, après avoir coloré le protoplasma par le carmin ou l'hématoxyline, on constate bien encore, çà et là, la présence des noyaux, mais on n'observe jamais trace d'un méristème secondaire; les tissus arrivés à l'état définitif, que nous présente la coupe observée, ne subissent plus d'autre changement.

Comment se réalise cette structure, qui présente beaucoup d'analogie avec celle que M. Mohl a figurée pour les Palmiers?

(1) Ph. Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 195.

On observera, pour résoudre cette question, des coupes longitudinales de *Pandanus odoratissimus*.

L'évolution des tissus au sommet végétatif, la constitution des feuilles et enfin la différenciation de la tige en écorce à développement centripète et corps central à développement centrifuge, s'effectuent comme chez toutes les Monocotylédones étudiées. Aussi, sans revenir sur cette partie de la description, je m'occuperai de décrire les phénomènes qui se passent quand l'écorce et le corps central, déjà différenciés, sont encore séparés par un anneau de tissu où le cloisonnement s'opère toujours, cet anneau représentant le reste du méristème primitif.

La figure 73 de la planche 16 représente une coupe transversale de la tige de *Pandanus odoratissimus*, à la limite de l'écorce et du corps central. Dans le corps central, les faisceaux libéroligneux *f* sont déjà individualisés à l'état procambial, et les cellules du parenchyme qui les sépare à la périphérie ont cessé de se cloisonner, mais elles continuent à grossir. En même temps les cellules de l'écorce achèvent leur différenciation. La présence des noyaux dans les cellules de cette région indique que les éléments anatomiques n'ont pas encore terminé leur évolution.

En effet, si l'on examine la figure 74, planche 16, on voit que les faisceaux libéroligneux *f* ont achevé de se constituer, l'apparition d'un arc fibreux externe indiquant le terme de la différenciation, et que les cellules du parenchyme qui séparent les faisceaux, ont épaissi et lignifié leurs parois sans subir de nouveaux cloisonnements. Quant au parenchyme cortical, ses cellules ont grandi, et, après quelques divisions tangentielles sans importance, l'assise interne *end* a pris les caractères d'un endoderme.

A partir de ce moment, et quelle que soit la partie qu'on étudie, on n'observe aucun changement dans l'agencement des tissus.

Il n'existe donc pas de méristème secondaire chez les Pandanées. En outre on ne voit pas apparaître, entre les terminai-

sons inférieures des faisceaux communs et l'assise corticale interne, les faisceaux, orientés obliquement, qui représentent le réseau radicifère si caractéristique chez les Monocotylédones à croissance limitée.

On peut se demander alors quel est le mode d'insertion des racines et par quel mécanisme la tige atteint, chez les Pandanées, des dimensions parfois considérables.

Pour étudier le mode d'insertion des racines, examinons des coupes transversales et des coupes longitudinales de la tige de *Pandanus*, au niveau de la base de ces organes.

On constate que les faisceaux de chaque racine, au lieu de s'épanouir, suivant l'habitude, à la surface du corps central de la tige, se dirigent perpendiculairement à l'axe de cette dernière, s'insinuent entre les faisceaux communs en se dirigeant de préférence de bas en haut. Après avoir atteint ou souvent même après avoir dépassé le milieu de la tige, ils s'accolent aux faisceaux communs.

M. Mohl a signalé ce mode d'insertion chez beaucoup de Palmiers.

La figure 72, planche 16, représente une coupe longitudinale de la tige de *Pandanus odoratissimus*, dans la région où elle donne naissance à deux racines adventives. Ces racines offrent déjà dans l'écorce un géotropisme négatif très prononcé, et l'une d'elles, beaucoup plus développée, se relie à la tige par un certain nombre de faisceaux *fr*, interposés aux faisceaux communs *f*, et s'accolant à ces derniers après un parcours plus ou moins long. Il est important de remarquer que les faisceaux propres à la racine sont à peine constitués dans cette coupe, tandis que le système fasciculaire qui doit réunir ces organes à la tige est déjà lignifié.

La figure 71 montre la section transversale de la tige du *Pandanus odoratissimus* pratiquée dans la région où une racine adventive se constitue. On voit que les faisceaux communs *f* renferment déjà des cellules spiralées, tandis que les faisceaux de la racine *fr* sont encore à l'état procambial.

Si l'on voulait juger de la marche de la formation des

faisceaux par la marche de la différenciation, qui progresse de la tige vers la base de la racine, on devrait repousser l'opinion de Mohl et adopter celle qu'indique M. Trécul. Mohl dit, en effet, à propos des Palmiers, que les faisceaux qui unissent la racine à la tige, croissent en double direction : d'une part, vers le sommet de la jeune racine, et en même temps, d'autre part, vers le centre de la tige pour aller s'accoler aux faisceaux communs.

M. Trécul affirme, au contraire, que les faisceaux de la racine se développent en commençant à la surface d'insertion de la racine, pour s'avancer progressivement dans cet organe. Les observations de M. Trécul sont exactes quand elles s'appliquent aux Monocotylédones chez lesquelles le réseau radicifère est superficiel, et toutes les plantes qu'il a étudiées rentrent dans ce groupe.

Mais pour ce qui concerne les Palmiers et surtout les Pandanées, nous verrons, en étudiant le développement des tissus, que l'acception de Mohl est vraie.

On peut encore se rendre compte du mode d'insertion des racines en pratiquant, dans la région où elles s'insèrent, des coupes longitudinales de la tige, coupes qui sont perpendiculaires à la direction d'un de ces organes. Les faisceaux communs *f*, parallèles au plan de la coupe, sont coupés suivant leur axe, tandis que les faisceaux *fr*, s'échappant de la racine pour se rendre dans la tige, sont coupés en section droite. La figure 77, planche 16, représente un fragment de l'une de ces coupes longitudinales, pratiquée chez le *Freycinetia nitida.*

Les faisceaux communs sont représentés en *f*, tandis que les faisceaux de la racine *fr* occupent les mailles du parenchyme intercalé aux faisceaux communs. Ces faisceaux de racine sont constitués par quelques cellules vasculaires, un îlot libérien et entourés d'un puissant arc fibreux.

Ce mode d'insertion des racines adventives du *Pandanus* sur la tige, est analogue à celui qui été signalé par M. de

Bary (1), pour l'insertion des radicelles sur la racine principale des plantes de la même famille.

Pour étudier le mode de développement des faisceaux de racines, on pratique des coupes transversales de la tige du *Pandanus* dans une région encore jeune, et à l'endroit où se trouvent des ébauches de racines; la figure 71 représente une pareille coupe et la figure 75 un fragment grossi de la précédente.

On constate que le parenchyme interposé aux faisceaux communs, et situé au voisinage de l'ébauche de la racine, repasse, sous l'influence de celle-ci, à l'état de méristème : ses cellules se cloisonnent et organisent des cordons de procambium, qui s'allongent graduellement dans le corps central de la tige, et se terminent au voisinage des faisceaux centraux.

A ce moment, la lignification commence dans ces cordons de procambium, d'abord dans la partie accolée aux faisceaux communs, c'est-à-dire au centre de la tige, et progresse en direction centrifuge jusque vers la base de la racine.

Ainsi la différenciation définitive des faisceaux de la racine a lieu en sens inverse de leur développement à l'état procambial.

Le développement des faisceaux des radicelles insérées sur les racines adventives, suit une marche analogue, comme le montre la figure 76, où l'on voit les cordons de procambium *fr* constitués aux dépens du parenchyme interposé entre les lames vasculaires et les îlots libériens.

J'ai vérifié les mêmes faits pour toutes les espèces de *Pandanus* que j'ai pu étudier, et pour un certain nombre de Palmiers.

Mais les plantes de cette dernière famille ne présentent pas l'uniformité de structure qu'on observe chez les Pandanées. Tandis que, sur une espèce de *Pandanus*, on peut décrire complètement l'anatomie de toutes les plantes de la famille,

(1) De Bary, *loc. cit.*, Wurzel, p. 328.

il faut, chez les Palmiers, prendre un certain nombre de types comme exemples.

Les *Rhapis*, *Chamærops*, *Caryota*, *Calamus*, *Phœnix*, etc., présentent, pour le mode d'insertion des racines, la disposition caractéristique des *Pandanus*. On peut s'en convaincre en examinant la coupe transversale de la tige du *Rhapis flabelliformis*, pratiquée dans la région souterraine qui seule développe des racines (fig. 79, pl. 16). L'écorce *ec*, renfermant dans sa partie externe un grand nombre de cordons fibreux, entoure le corps central qui contient les faisceaux libéroligneux, renforcés par un puissant arc fibreux externe.

Il n'existe pas de gaine externe, ni d'endoderme caractérisé à la limite de ces deux régions, mais les faisceaux libéroligneux très nombreux et très serrés à la périphérie délimitent nettement la région centrale.

On voit en *r* la base d'insertion d'une racine : les nombreux faisceaux qu'elle renferme *fr* s'insinuent entre les faisceaux libéroligneux de la tige et s'accolent, plus ou moins profondément, à la région interne de ceux-ci.

L'étude du développement des racines montre, chez le *Phœnix dactylifera*, les phénomènes observés chez les Pandanées, et sur lesquels je crois inutile de revenir.

A côté de ces Palmiers, les espèces du genre *Sabal* offrent, au moins chez des individus jeunes, le mode d'insertion des racines caractéristique des Monocotylédones ordinaires.

J'ai représenté (fig. 80 et 81, pl. 16) le *Sabal Adansonii*. La figure 80 représente la coupe longitudinale de l'extrémité de la tige, coupe qui montre, en même temps que la curieuse courbure de la tige au voisinage du point végétatif, le mode d'insertion des racines. On voit en effet ces organes se développer sur le côté dorsal de la tige, c'est-à-dire opposé à celui contre lequel s'applique le sommet. En *r* se trouve l'ébauche d'une racine, en *fr*, à la surface du corps central, on rencontre des faisceaux, coupés en section droite, qui représentent le réseau radicifère superficiel des racines.

Les coupes transversales (fig. 81) permettent de s'assurer

que les faisceaux unissant les racines à la tige ne pénètrent jamais dans le corps central; ils restent toujours à sa surface et contribuent, en l'absence d'endoderme, à délimiter son contour.

L'étude de l'évolution des racines est très difficile dans cette plante, à cause de la courbure de l'axe dans la région où ces organes sont en voie de développement. Cette circonstance s'oppose en effet à ce que l'on puisse obtenir des coupes minces successives et toutes perpendiculaires à l'axe. Ainsi, les Palmiers offrent à la fois, pour l'insertion des racines et le mode de croissance de la tige, le type caractéristique de la famille des Pandanées, et le type général des Monocotylédones à réseau radicifère superficiel.

Les Cyclanthées (*Cyclanthus*, *Cardulovica*), qui offrent de nombreuses analogies de structure avec les Pandanées, notamment en ce qui concerne les faisceaux composés du corps central, présentent, outre l'existence du réseau radicifère protégé à la manière normale par l'endoderme à plissements, une pénétration plus ou moins profonde des faisceaux de la racine dans le corps central.

On voit donc qu'il existe des intermédiaires entre les deux modes d'union du système conducteur des racines avec celui de la tige.

CONCLUSIONS.

Nous pouvons formuler les conclusions des recherches consignées dans ce mémoire de la manière suivante :

1° Chez toutes les Monocotylédones, les racines adventives prennent naissance, après la constitution des tissus de la tige, dans un méristème spécial formé par l'assise périphérique du corps central, qui joue le rôle d'assise génératrice.

2° Le corps central et l'écorce de la jeune racine paraissent seuls formés par ce méristème, sa coiffe serait constituée par les assises internes de l'écorce.

3° Ce méristème, que j'appelle *couche dictyogène*, développe en outre, un système particulier de faisceaux libéroligneux servant d'intermédiaire entre les racines et la tige.

Ce système offre des dispositions variables.

4° Dans un premier groupe de plantes comprenant la majorité des Monocotylédones (plantes à tige annuelle ou vivace, aérienne ou souterraine), les faisceaux vasculaires servant de lien entre les racines et la tige constituent un réseau qui occupe toujours la périphérie du corps central; ce réseau particulier constitue le *réseau radicifère*.

Il est tantôt développé dans toute l'étendue de la tige (*Ruscus*, *Acorus*), tantôt il n'existe qu'aux nœuds (*Convallaria*), tantôt enfin il se rencontre à la base de la tige (*Antholyza*, *Asphodelus*, *Crocus*).

Ce réseau se tient en communication, d'une part, avec les terminaisons inférieures des faisceaux communs, et d'autre part, avec les lames vasculaires et libériennes des racines.

5° Dans un second groupe de plantes, comprenant les Monocotylédones à croissance variable en épaisseur, la couche dictyogène, au lieu de perdre son activité aussitôt après le développement des racines, comme chez les plantes précédentes, conserve un certain temps son activité. On observe alors des phénomènes différents :

Tantôt (*Aloe*), la couche dictyogène organise plusieurs plans de faisceaux anastomosés sur lesquels s'insèrent, à une profondeur variable, les racines adventives; puis son activité s'éteint et la gaine protectrice (endoderme) annonce par sa présence la fin de cette activité.

Tantôt (*Agave*), la couche dictyogène demeure à l'état actif pendant toute la vie de la plante et provoque la formation d'une masse puissante de faisceaux libéroligneux. Elle favorise ainsi l'établissement de nombreuses racines adventives.

6° Chez les *Dracæna*, les *Yucca*, on trouve, à la place de la couche dictyogène, un méristème secondaire qui détermine la formation de faisceaux, sans relation avec les feuilles, et sur lesquels s'insèrent les racines adventives.

Ce méristème secondaire, par son origine et son rôle, représente l'équivalent de la couche dictyogène. Il a, en outre, un rôle nouveau à accomplir : il constitue les organes de soutien des plantes où il est développé.

7°.Les Pandanées et un grand nombre de Palmiers offrent une disposition qui exclut la formation du réseau radicifère; en effet, chez ces plantes, la couche dictyogène organise les racines et, sous l'influence de celles-ci, le système de faisceaux qui la rattachent à la tige se développe en affectant la forme de faisceaux sinueux pénétrant plus ou moins profondément dans le corps central et s'accolant aux faisceaux communs.

8° On peut distinguer, chez les Monocotylédones, deux sortes de tiges : les tiges sans racines et les tiges à racines.

Les tiges sans racines, supportant les organes de reproduction et souvent les feuilles, sont toujours dépourvues de la croissance en épaisseur. Leur structure, très constante, est caractérisée par l'existence, à la limite de l'écorce et du corps central, d'une gaine externe, formée par la lignification des assises extérieures du corps central, et constituant le principal appareil de soutien pour ces tiges.

Les tiges à racines, très variables dans leur structure, sont caractérisées par l'existence de la couche dictyogène, et par la présence de l'endoderme, formé par l'assise corticale interne. Quelques-unes possèdent une croissance en épaisseur, temporaire (*Aloe*, *Apicra*) ou permanente (*Yucca*, *Dracæna*); mais la plupart des tiges de Monocotylédones sont dépourvues de cette propriété (Pandanées, quelques Palmiers, Liliacées, Iridées, etc.). La zone génératrice, ou l'anneau d'accroissement décrits par quelques anatomistes, chez les Monocotylédones, ne sont autre chose que la couche dictyogène, dont le rôle est de former les racines et le système vasculaire qui les unit à la tige.

Ces recherches, commencées au laboratoire de botanique de la Faculté des sciences de Nancy, dirigé par mon excellent maître et ami M. Le Monnier, ont été terminées au laboratoire de recherches du Muséum, où M. Van Tieghem a bien voulu m'accueillir, et sous sa haute et bienveillante direction.

Pour donner aux résultats consignés dans ce mémoire un caractère de généralité qui manquait jusqu'ici aux études anatomiques analogues, j'ai examiné plus de deux cents espèces de plantes, réparties entre trente-deux familles de Monocotylédones.

Les matériaux ont été fournis par le Jardin botanique de Nancy, et, pour les plantes exotiques, par les serres du Muséum, où le regretté M. Decaisne m'avait autorisé à puiser. Enfin, M. Naudin a gracieusement mis à ma disposition les plantes du Jardin d'Antibes, et m'a permis ainsi d'étendre mes recherches à des espèces qu'on se procure difficilement à l'état vivant. Je saisis cette occasion pour exprimer à M. Naudin toute ma reconnaissance.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les nombres placés entre parenthèses indiquent le grossissement linéaire.

PLANCHE 9.

Fig. 1-5. *Iris sibirica.*

Fig. 1-4. Plantule de germination d'*Iris sibirica*.

Fig. 1. Coupe longitudinale d'une plantule passant par le plan médian des feuilles. — *t*, tige; *r*, racine principale; *f*, faisceau destiné au cotylédon; *c*, corps central dans lequel les faisceaux de la racine se continuent avec ceux de la tige. (10.)

Fig. 2. Coupe transversale de la racine principale pratiquée au niveau xx'. — *p*, parenchyme cortical; *end*, endoderme; *r*, assise péricambiale simple; *l*, lames vasculaires; *i*, îlots libériens. (100.)

Fig. 3. Coupe transversale de la plantule pratiquée au niveau $x_1 x_1'$, dans la région où les lames vasculaires et les îlots libériens sont devenus confluents. — *l*, lames vasculaires; *i*, plages libériennes; *v*, vaisseaux du cotylédon; *r*, assise péricambiale toujours simple; *end*, endoderme. (100.)

Fig. 4. Coupe transversale de la plantule pratiquée au niveau $x_1 x'_1$ dans la région qui est caractérisée comme tige. — *v*, vaisseaux du cotylédon; *f*, faisceaux libéroligneux de la tige; *end*, endoderme dont les cellules, dépourvues de plissements, se cloisonnent çà et là; *n*, couche à plusieurs assises, formée par la multiplication de l'assise périphérique du cylindre central. C'est dans cette couche que se développent les racines et les faisceaux qui les rattachent à la tige. (100.)

Fig. 5. Coupe longitudinale du point végétatif d'*Iris sibirica* pratiquée parallèlement au plan principal des feuilles. — *s*, sommet de la tige où sont marquées d'une croix : les cellules initiales pour l'épiderme *ep*, toujours différencié, et les cellules initiales communes à l'écorce et au corps central; b_1, région où le cloisonnement indique la formation d'une feuille; b_2, feuille déjà indiquée sous la forme d'un bourrelet. Au-dessous des ébauches de feuilles, on aperçoit les deux régions de la tige : écorce *ec*, corps central *c*, séparées par un anneau *m* où persiste le méristème primitif. (150.)

Fig. 6-9. *Marica Northiana.*

Coupes transversales du rhizome montrant l'évolution définitive des tissus à la limite de l'écorce et du corps central.

Fig. 6. Section de la tige à l'état adulte. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *r*, racines dont les faisceaux viennent s'insérer sur le réseau de faisceaux *fr;* faisceaux communs *f*; *end*, endoderme. (5.)

Fig. 7. Coupe transversale d'une région très jeune du rhizome, dans la partie qui sépare l'écorce du corps central. — *c*, corps central avec l'ébauche de deux faisceaux libéroligneux *f*; *ec*, écorce; *cr*, cellules à cristaux. Entre ces deux régions, on trouve le reste du méristème primitif *m*. (150.)

Fig. 8. Coupe transversale située un peu plus bas que la précédente, dans laquelle on voit les faisceaux du réseau radicifère *fr* s'organiser à l'état procombial; *end*, endoderme pourvu des plissements caractéristiques. (150.)

Fig. 9. Cette coupe est pratiquée dans une région âgée de la tige. — *ec*, écorce; *c*, cellules périphériques du corps central lignifiées; *end*, endoderme dont les parois sont épaissies et affectent la forme en V. (150.)

Fig. 10. *Iris Sambucina.*

Aspect du point végétatif montrant les bourgeons b_1, b_2, et l'ébauche d'un appareil reproducteur *a* formé de trois entre-nœuds; *f*, *f'*, faisceaux se rendant aux feuilles. (70.)

Fig. 11. *Iris Guldenstædtiana.*

Coupe transversale du pédoncule floral à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce parenchymateuse; *c*, corps central; *g*, gaine prosenchymateuse constituée aux dépens des assises extérieures du corps central. (100.)

PLANCHE 10.

Fig. 12, 13. *Sisyrinchium striatum.*

Fig. 12. Coupe longitudinale d'une pousse pratiquée parallèlement au plan principal des feuilles. — *r*, racines en voie de formation. (10.)

Fig. 13. Fragment grossi de la coupe longitudinale précédente représenté dans la région où se constitue l'ébauche d'une racine. — *ec*, parenchyme cortical; *c*, corps central. Les assises internes de l'écorce organisent la coiffe de la jeune racine en *cf*. Ébauche du parenchyme cortical de la jeune racine en *q*; ébauche de son cylindre central en *o*; *end*, cellules où apparaîtront les plissements caractéristiques de l'endoderme. (150.)

Fig. 14. *Sisyrinchium bermudianum.*

Coupe transversale pratiquée dans la région où les tissus sont définitivement constitués. — *ec*, écorce; *end*, endoderme; *n*, assise périphérique du cylindre central où l'on aperçoit quelques cloisons; *f*, faisceaux communs. (150.)

Fig. 15-19. *Ruscus aculeatus.*

Fig. 15. Coupe longitudinale d'une plantule en germination montrant un fragment de tige souterraine *ts* et de tige aérienne *ta*. — *r*, racine; *b*, bourgeon; *end*, endoderme; *g*, gaine de prosenchyme.

Cette coupe montre que l'endoderme est extérieur à la gaine du parenchyme. (5.)

Fig. 16. Coupe transversale de la plantule en germination du *Ruscus* pratiquée dans l'axe souterrain en xx'. — *ec*, parenchyme cortical; *c*, corps central; *f*, faisceaux libéro-ligneux; *end*, endoderme; *n*, assise périphérique du cylindre central qui doit s'organiser en un méristème spécial : la couche dictyogène. (150.)

Fig. 17. Coupe transversale de la plantule en germination du *Ruscus* pratiquée dans l'axe aérien en $x_1 x'_1$. — *ec*, parenchyme cortical; *c*, corps central dont les cellules internes sont à parois minces, tandis que les cellules externes forment, en épaississant leurs parois, la gaine prosenchymateuse *g*. (150.)

Fig. 18. Coupe transversale d'une ébauche de racine dans l'axe souterrain des *Ruscus*. — *ec*, parenchyme cortical; *cf*, coiffe de la racine formée aux dépens de l'écorce; *q*, parenchyme cortical de la racine; *o*, son corps central; *end*, endoderme; *cl*, cellules du parenchyme cortical flétries, au contact de la coiffe de la racine. (120.)

Fig. 19. Fragment de la coupe transversale de l'axe souterrain du *Ruscus*. — *ec*, écorce; *end*, endoderme; *n*, assise périphérique dont les cellules offrent le début du cloisonnement qui doit les transformer en méristème producteur des racines et du réseau. (150.)

PLANCHE 11.

Fig. 20-22. *Hedychium coronarium.*

Fig. 20. Coupe transversale du rhizome à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce; *end*, endoderme; *fr*, faisceaux du réseau réduits à un ou deux vaisseaux noyés dans des plages libériennes *l*. (150.)

Fig. 21. Fragment de corps central d'*Hedychium coronarium* isolé par l'ébullition dans la potasse, et coloré par la fuchsine. Il montre le réseau formé par les anastomoses des faisceaux communs *f*, et, au-dessus de lui, le réseau radicifère *fr* formé par les faisceaux intermédiaires entre la tige et la racine; *rr*, insertions de racines; *b*, boutonnières servant à la sortie des faisceaux communs qui abandonnent le corps central pour se rendre aux feuilles. (4.)

Fig. 22. Fragment grossi du réseau précédent. — *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs; *a*, point d'attache des faisceaux du réseau radicifère sur les faisceaux communs. (150.)

Fig. 23. *Curcuma elata.*

Coupe longitudinale du point végétatif. — *s*, sommet montrant l'épiderme différencié *ep*; ses cellules initiales et les cellules initiales communes de l'écorce et au corps central sont marquées d'une croix; b_1, ébauche de feuilles indiquées par des cloisonnements perpendiculaires à la surface du cône végétatif; b_2, feuille déjà accusée sous la forme de bourrelet saillant; b_3, base de feuille âgée; *ec*, écorce; *c*, corps central; *m*, couche de méristème primitif persistant à la limite de l'écorce et du corps central; *l*, file de cellules où se développent plus tard les faisceaux de procambium; *f*, faisceau de procambium. (150.)

Fig. 24. *Zingiber officinale.*

Coupe transversale montrant la limite entre l'écorce et le corps central. — *end*, endoderme; *fr*, faisceaux du réseau radicifère. (150.)

Fig. 25-27. *Musa paradisiaca.*

Coupes longitudinales montrant l'évolution des tissus à la limite de l'écorce et du corps central. (150.)

Fig. 25. Région très jeune située à quelque distance du sommet. — *ec*, cellules internes de l'écorce en voie de cloisonnement; *c*, corps central; *m*, méristème (couche dictyogène) où s'organisent les cordons de procambium *p* destinés à former les faisceaux du réseau.

Fig. 26. Région un peu plus âgée. — *ec*, cellules internes de l'écorce; *c*, corps central; *p*, faisceaux du réseau radicifère constitués à l'état de procambium.

Fig. 27. Région adulte où la différenciation est terminée. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *f*, faisceaux communs; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; l'assise *end* représente l'équivalent de l'endoderme.

Fig. 28. *Polygonatum vulgare.*

Coupe transversale du rhizome à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce : *c*, corps central ; *l*, lacunes du parenchyme ; *f*, faisceau commun ; *fr*, faisceaux à cellules ponctuées du réseau radicifère ; *n*, assise périphérique du cylindre central. (150.)

Fig. 29. *Juncus maritimus.*

Coupe transversale du rhizome à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce ; *end*, endoderme ; *c*, corps central ; *f*, faisceaux communs ; *n*, couche dictyogène où s'organisent les faisceaux du réseau. (150.)

PLANCHE 12.

Fig. 30-32. *Asphodelus luteus.*

Fig. 30. Coupe transversale de la tige souterraine d'*Asphodelus luteus* dans la région où la différenciation des tissus n'est pas achevée. Les parties teintées en gris représentent les régions de tissus à l'état durable, les parties claires représentent les tissus en voie de division. — *ec*, écorce ; *c*, corps central renfermant les faisceaux libéroligneux *f* où les vaisseaux spiralés sont formés ; *m*, anneau de méristème primitif qui persiste à la limite de l'écorce et du corps central. (5.)

Fig. 31. Partie grossie de la coupe précédente. — *ec*, écorce ; *c*, corps central ; *f*, faisceau à l'état procambial ; *m*, cellules du méristème primitif séparant l'écorce du corps central avant la constitution des racines. (150.)

Fig. 32. Coupe transversale de la tige d'*Asphodelus luteus* dans la région où la couche dictyogène s'organise. — *ec*, écorce dont les cellules internes *e* sont encore en voie de cloisonnement ; *n*, cellules périphériques du corps central où les faisceaux du réseau vont s'organiser.

Fig. 33 et 34. *Æchmea fulgens.*

Fig. 33. Coupe transversale de la tige souterraine représentant la face inférieure à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce ; *end*, endoderme dont les cellules sont dissociées ; *f*, faisceaux communs ; *fr*, faisceaux du réseau radicifère. (150.)

Fig. 34. Coupe transversale de la tige souterraine représentant la face supérieure à la limite de l'écorce et du corps central. — *ec*, écorce dont les cellules sont gorgées de grains d'amidon ; la grosseur de ces grains diminue graduellement jusqu'aux assises extérieures du corps central *m*, dont les cellules sont dépourvues d'amidon ; *c*, corps central ; *f*, faisceaux communs. Les faisceaux du réseau manquent ici. (150.)

La figure 34 *bis* montre une cellule corticale isolée avec les grains d'amidon pourvus chacun d'un corps protoplasmique (leucite).

Fig. 35-38. *Convallaria maialis.*

Fig. 35. Coupe longitudinale du point végétatif. — *s*, sommet où les cellules marquées d'une croix représentent les cellules initiales pour l'épiderme *ep*,

toujours individualisé, et celles qui sont communes à l'écorce et au corps central.

b_1, ébauche d'une feuille indiquée par le cloisonnement des cellules du cône végétatif; b_2, ébauche de feuille sous la forme de bourrelet; *m*, méristème primitif qui persiste à la limite de l'écorce *ec* et du corps central *c*. (150.)

Fig. 36. Coupe transversale d'un entre-nœud dans la région où s'accomplit la différenciation définitive des tissus. — *ec*, écorce dont les assises internes achèvent de se cloisonner; la dernière assise *end* deviendra l'endoderme; *c*, corps central; *f*, faisceaux communs; *n*, assise périphérique du cylindre central qui reste simple. (150.)

Fig. 37. Coupe transversale d'un nœud dans une région renfermant l'ébauche d'une racine. — *ec*, corps central; *f*, faisceaux communs; *r*, ébauche de racine. (150.)

Fig. 38. Coupe entière d'un entre-nœud montrant l'écorce *ec*, le corps central *c*, l'endoderme *end*, et les faisceaux libéroligneux communs; il n'y a pas de réseau. (6.)

Fig. 39. *Tradescantia virginica.*

Coupe du rhizome dans un entre-nœud. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *f*, faisceau commun; *end*, endoderme dissocié; *n*, assise périphérique du cylindre central. (150.)

Fig. 40. *Sagittaria sagittæfolia.*

Insertion vasculaire d'une racine sur le corps central de la tige. — *end*, endoderme; *ec*, écorce avec lacunes *l*; *c*, corps central; *v*, vaisseaux rayés de la racine s'anastomosant entre eux pour former le réseau *r* d'insertion à la périphérie du corps central; *n*, assise périphérique du cylindre central. (100.)

PLANCHE 13.

Fig. 41, 42. *Antholyza æthiopica.*

Fig. 41. Coupe longitudinale d'un bulbe. — *b*, bulbe âgé; b_1, bulbe de remplacement; *ec*, écorce très développée dont les cellules renferment de l'amidon; *c*, corps central; *f*, faisceaux médians des feuilles accompagnés des faisceaux du bourgeon axillaire *a*; *r*, racines que le système des faisceaux du bourgeon développe au sein du parenchyme du bulbe; *x*, région située à la base du bulbe de remplacement et où se développe le réseau des racines. (2.)

Fig. 42. Coupe longitudinale de la région *x* du bulbe jeune, montrant l'organisation des faisceaux sur lesquels s'appuieront les racines adventives. — *ec*, écorce dont les cellules se cloisonnent; *n*, couche dictyogène au sein de laquelle se trouvent les faisceaux du réseau radicifère à l'état procambial. L'endoderme apparaîtra sur l'assise corticale interne *end*. (70).

Fig. 43. *Anomatheca juncea.*

Coupe longitudinale d'un jeune bulbe en germination. — *b*, bulbe offrant un corps central très réduit, une écorce *ec* très développée; *r*, racine insérée à la base du corps central; *p*, pousse feuillée résultant de la germination d'un bulbe et portant une racine *r'* à sa base. (5.)

Fig. 44. *Gladiolus communis* L.

Coupe transversale du corps central d'un bulbe — écorce, *ec*; *end*, endoderme pourvu des plissements caractéristiques; *f*, faisceaux libéroligneux situés dans le corps central *c*. (100.)

Fig. 45. *Iris Xiphium*.

Coupe transversale pratiquée à la base du bulbe écailleux d'*Iris Xyphium*, montrant à la limite de l'écorce *ec* et du corps central *c* le méristème *n*, dans lequel les faisceaux d'insertion des racines, ainsi que ces organes, prennent naissance. Ce méristème est accompagné d'un cloisonnement dans les assises internes de l'écorce. (200.)

Fig. 46. *Dioscorea batatas*.

Coupe transversale du rhizome montrant l'écorce et la périphérie du corps central. — *s*, liège qui remplace l'épiderme; *ec*, écorce; *c*, corps central; *f*, faisceau libéroligneux commun; *n*, assise périphérique du cylindre central à peine distincte des autres assises; *fr*, faisceau du réseau radicifère. (150.)

Fig. 47. *Vanilla planifolia*.

Coupe transversale de la tige montrant la nature spéciale de la gaine qui sépare l'écorce du corps central. — *c*, corps central avec un faisceau libéroligneux *f*; *ec*, écorce; *end*, gaine de cellules petites, à parois lignifiées, représentant un endoderme à assises multiples. (150.)

Fig. 48. *Monstera fenestrata*.

Coupe transversale de la tige montrant la limite de l'écorce et du corps central dans la région qui porte les racines. — *end*, endoderme; *gs*, cellules scléreuses formant une gaine superposée à l'endoderme; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs. (150.)

Fig. 49. *Aponogeton distachyum*.

Coupe transversale du bulbe. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *end*, endoderme; *fr*, faisceau du réseau radicifère. (150.)

PLANCHE 14.

Fig. 50, 51. *Agropyrum repens*.

Fig. 50. Coupe transversale de la tige à la limite de l'écorce et du corps central après l'action de la potasse. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *end*, endoderme; les assises extérieures du corps central sont à parois épaissies et ponctuées. (300.)

Fig. 51. Coupe transversale d'un nœud de la tige dans la région où naissent les racines adventives. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *f*, faisceaux libéroligneux communs; *n*, couche dictyogène issue de l'assise périphérique; *end*, cellules

destinées à constituer l'endoderme. Cette coupe montre une ébauche de racine pourvue de la coiffe, de l'écorce et du corps central. (150.)

Fig. 52, 53. *Zea Maïs.*

Fig. 52. Coupe transversale du nœud d'une jeune plantule, dans une région où les faisceaux libéroligneux *f* achèvent de se constituer. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *r*, racines en voie de formation. Au centre de la tige, on aperçoit un certain nombre de faisceaux à l'état procambial *fn*, qui représentent les faisceaux du nœud. Ils sont, comme on peut le voir, indépendants des racines. (15).

Fig. 53. Partie de la coupe précédente plus grossie. Le parenchyme interposé entre les faisceaux communs *f* s'organise en cordons de procambium *fn*. (150.)

Fig. 54. *Arundo donax.*

Coupe transversale de la tige à la hauteur d'un nœud. — *ec*, écorce; *c*, corps central avec un faisceau libéroligneux *f*; *end*, endoderme; *n*, produits de la couche dictyogène, et parmi eux les faisceaux *fr* du réseau radicifère. (150.)

Fig. 55-57. *Bambusa mitis.*

Coupes pratiquées dans les nœuds au voisinage de l'insertion des racines. Elles montrent quelques-unes des phases de la formation des vaisseaux. (300.)

Fig. 55. File de cellules larges destinée à constituer un vaisseau; les paroi les plus jeunes sont encore minces, les plus âgées se renflent en lentille biconvexe.

Fig. 56. Vue de deux files analogues à la précédente, dans la direction de sa longueur; le protoplasma et le noyau s'accumulent sur les faces des cloisons transversales déjà gonflées.

Fig. 57. File de cellules vasculaires au moment où les parois latérales s'épaississent et se lignifient, les cloisons transversales ont pris la forme de lentilles épaisses dont les faces convexes sont tapissées par une couche mince de protoplasma, qui persistera seule après la résorption de ces cloisons.

Fig. 58, 59. *Zebrina discolor.*

Fig. 58. Coupe transversale dans un nœud au niveau d'insertion des racines adventives. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *r*, racine adulte; *r'* racine en voie de formation; *end*, endoderme; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs. (12.)

Fig. 59. Coupe transversale située au-dessous de la précédente, et au niveau de l'insertion de la feuille et du bourgeon. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *f*, faisceaux communs reliés dans toute l'étendue de la tige par des anastomoses. (12.)

Fig. 60. *Crinum americanum.*

Coupe transversale de la tige dans la région où s'insèrent les racines adventives. *fr*, faisceaux du réseau radicifère; *ec*, écorce. (150.)

PLANCHE 15.

Fig. 61-64. *Aloe chinensis.*

Fig. 61. Coupe longitudinale de l'*Aloe chinensis* dans la région où l'assise périphérique du cylindre central devient l'assise génératrice du méristème secondaire. — *ec*, écorce dont les cellules internes renferment de l'amidon; *n*, assise périphérique du cylindre central devenue génératrice; *c*, corps central avec un faisceau à l'état procambial *f*. (150.)

Fig. 62. Coupe transversale de la tige dans la région où le méristème secondaire devient actif. — *ec*, écorce; *c*, corps central; *n*, méristème secondaire. (150.)

Fig. 63. Coupe transversale de la même tige à un niveau plus bas, montrant au sein du méristème secondaire *n* les faisceaux *f'* à l'état procambial ainsi que les faisceaux *f* déjà différenciés, formés par son activité. — *ec*, écorce dont les cellules internes renferment des paquets de raphides *ra*. (150.)

Fig. 64. Coupe transversale de la tige dans la région souterraine où toutes les racines sont développées. Là le méristème secondaire est éteint. — *ec*, écorce; *n*, tissu formé par le méristème secondaire; *fr*, faisceaux en connexion avec les racines; *end*, endoderme. (150.)

Fig. 65, 66. *Agave americana.*

Fig. 65. Coupe transversale d'un stolon, située au-dessous de la région feuillée et des racines qu'elle développe. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *end*, endoderme, dont les cellules sont déjà dissociées; *n*, assise périphérique du cylindre central. (150.)

Fig. 66. Coupe transversale du même stolon, située plus près de la pousse feuillée. — *c*, corps central; *ec*, écorce; *n*, méristème secondaire issu de l'assise périphérique du cylindre central dans lequel les faisceaux des racines vont se former. (150.)

Fig. 67-69. *Yucca gloriosa.*

Fig. 67. Coupe transversale d'une plantule de germination, à la base de la tige. — *c*, corps central; *ec*, écorce; l'assise *n*, immédiatement appliquée contre les faisceaux, commence à se cloisonner pour former le méristème secondaire. (150.)

Fig. 68. Coupe transversale de la même plantule située au-dessus de la précédente. — Le méristème secondaire est déjà très développé, quelques faisceaux *fr* s'y sont formés, et servent d'intermédiaire entre les racines et la tige. (150).

Fig. 69. Coupe longitudinale d'une plantule de germination dans la région qui sépare la tige de la racine. — *n*, méristème secondaire issu de l'assise périphérique qui se continue avec le péricambium *ap*; *end*, endoderme dont les cellules se divisent activement dans la tige. (150.)

PLANCHE 16.

Fig. 70. *Aletris fragrans.*

Coupe transversale de la tige dans la région où le méristème secondaire prend naissance. — *ec*, écorce ; *n*, ébauche du méristème secondaire ; *c*, corps central ; *ec*, écorce ; faisceau commun *f.* (150.)

Fig. 71-76. *Pandanus odoratissimus.*

Fig. 71. Ébauche d'une racine adventive à la surface de la tige. — *ec*, écorce ; *r*, racine pourvue de coiffe, d'écorce et du cylindre central ; *c*, corps central de la tige ; *fr*, faisceaux de la racine à l'état procambial. (12.)

Fig. 72. Coupe longitudinale d'un fragment de tige de *Pandanus* développant deux racines *rr'*. Les faisceaux *fr* de la racine *r* s'insinuent entre les faisceaux communs *f*, et s'appliquent profondément à eux. (10.)

Fig. 73, 74. Coupes transversales de la tige de *Pandanus odoratissimus*, montrant l'évolution des tissus à la limite du corps central et de l'écorce. — *ec*, écorce ; *c*, corps central ; *end*, endoderme. (150.)

Fig. 75. Partie grossie de la figure 71, montrant, au milieu des faisceaux communs *f*, les faisceaux de la racine *fr* à l'état procambial. (150.)

Fig. 76. Coupe du corps central d'une racine montrant l'ébauche des faisceaux *fr* des radicelles, au milieu du parenchyme intercalé entre les lames vasculaires et les îlots libériens. (150.)

Fig. 77. *Freycinetia nitida.*

Coupe de la tige, parallèle à son axe, perpendiculaire à l'axe d'une racine adventive, et située au lieu d'insertion de celle-ci. Elle montre la pénétration des faisceaux libéroligneux qui unissent le système vasculaire de la racine à celui de la tige. — *f*, faisceaux communs ; *fr*, faisceaux de la racine constitués par quelques vaisseaux et cellules de liber entourés d'un arc fibreux.

Fig. 78. Vue très réduite d'un tronc de *Pandanus bromeliæfolius* montrant la forme conique des troncs des arbres de cette famille. — *r*, racines adventives.

Fig. 79. *Rhapis flabelliformis.*

Partie de la section transversale de la tige de *Rhapis flabelliformis*. — *ec*, écorce renfermant les cordons fibreux *fb* ; *c*, corps central contenant les faisceaux communs *f* ; *r*, insertion d'une racine dont les faisceaux *fr* pénètrent entre les faisceaux communs et s'accolent plus ou moins profondément à ceux-ci. (15.)

Fig. 80, 81. *Sabal Adansonii.*

Fig. 80. Coupe longitudinale de la tige montrant l'inflexion particulière que subit celle-ci au voisinage du sommet. — *c*, corps central ; *ec*, écorce ; en *fr*, se voient les faisceaux du réseau radicifère coupés en section droite ; *r*, ébauche d'une racine. (3.)

Fig. 81. Coupe transversale de la tige, le bord concave est celui qui est tourné vers le sommet de la tige. — *ec*, écorce renfermant les cordons fibreux ; *c*, corps central contenant les faisceaux communs *f*; il n'existe pas d'endoderme ni de gaine externe, et le contour extérieur du corps central est indiqué au voisinage des racines par les faisceaux du réseau radicifère *fr*. (3.)

Fig. 82. ***Alstrœmeria Ligtu.***

Coupe transversale de la tige souterraine montrant la limite de l'écorce et du corps central. — *c*, corps central ; *ec*, écorce ; *f*, faisceaux communs ; *end*, endoderme formé de plusieurs assises cellulaires. (150.)

SUR

LES ASCLÉPIADÉES AMÉRICAINES

Par M. Eug. FOURNIER.

(Premier mémoire.)

La monographie des Asclépiadées du Brésil, entreprise depuis plusieurs années déjà pour le *Flora brasiliensis*, m'ayant valu de la part de plusieurs musées étrangers d'importants envois d'Asclépiadées américaines, il eût été regrettable de ne pas profiter de la réunion de ces matériaux pour retracer dans un *Conspectus* général l'état actuel de cette famille dans nos herbiers d'Amérique. Depuis le travail classique publié par M. Decaisne, en 1844, dans le *Prodromus*, les collections se sont accrues dans une proportion considérable, surtout pour le Mexique et le Brésil, notamment par les récoltes de Botteri, Schaffner, Uhde, Bourgeau, Œrsted, P. Lévy, Bernouilli, Engel, Éd. André, Spruce, A. d'Orbigny, Weddell et Balansa, sans parler des naturalistes qui ont exploré les États-Unis et le Brésil. J'ai dû laisser de côté les régions situées au nord du Rio Grande del Norte, dont les Asclépiadées ont été, de la part de M. Asa Gray, l'objet d'une excellente étude, encore récente, et le vaste empire Brésilien, puisque le fascicule qui renfermera les Asclépiadées du *Flora brasiliensis* s'élabore actuellement pour paraître le plus prochainement possible.

ASCLEPIADACEAS AMERICANAS

EXCLUSIS SPECIEBUS

TUM BOREALI-AMERICANIS, TUM BRASILIENSIBUS

ENUMERANDAS ET DESCRIBENDAS CURAVIT

Eug. FOURNIER.

ASCLEPIADACEÆ R. Br.

A. Polliniis pendulis.

Subtribus 1ª. Corona deficiente.

Astephanæ.

I. — MITOSTIGMA Dne *Prod.* VIII, 507.

1. *M. tomentosum* Dne *loc. cit.* et in Del. *Icon. sel.*, vol. V, tab. 59! Griseb. *Symb.* 225.

BOLIVIA; REP. ARG. in prov. Cordova, Catamarca, Tucuman (Tweedie).

2. *M. affine* Griseb. *Symb.* 225.

REP. ARG., pr. fl. *Juramento* in prov. Salta.

3. *M. latiflorum* Griseb. *Symb.* 225.

REP. ARG., pr. *El Sanciliaco* in prov. Tucuman; *Quebrada de San Lorenzo* in prov. Salta.

4. *M. rhynchophorum* Griseb. 226.
Astephanus mitophorus Griseb. *Pl. Lorentz.* 157.

REP. ARG., in fruticetis secus rivulos pr. *Tafi*, in prov. Tucuman.

5. *M. cordifolium.*
Astephanus? cordifolius Phil. *Anal. univ. de Chile*, 1862, p. 399!

REP. ARG., in prov. Mendoza (Phil. in herb. Berolinensi, specimen unicum floribus destitutum).

6. *M. niveum* Griseb. *Symb.* 226!
Oxypetalum niveum Griseb. *Pl. Lorentz.* 158!

BOLIVIA (Mandon n. 357, ex specimine quidem manco); REP. ARG., in alveo secco rivuli pr. *Tafi* in prov. Tucuman.

Genus *Mitostigma* ob pubescentiam et habitum, sicut secundum folia magna et stigma longum bifidumque, *Oxypetalis* Sect. *Euoxypetali* Dne primo adspectu affine; verum defectu coronæ, sicut et staminum fabrica, abunde recedit.

II. — AMBLYSTIGMA Benth. *Gen. Pl.* II, 748.

1. *A. cionophorum.*
Mitostigma cionophorum Griseb. *Symb.* 226.

REP. ARG., pr. *Siambon* in prov. Tucuman.

Claro Bentham duæ species hujus generis innotuerunt, ambo bolivienses.

III. — ASTEPHANUS R. Br. *Wern. Soc.* I, 54.

1. *A. ovalifolius* Rich. in Ramon de la Sagra *Hist. Cub.* XI, 95. Griseb. *Cat. pl. cub.* 173!

ANTILLIS : In Cuba orientali (Wr. n. 1379); *Santiago de Cuba* (Linden n. 1847).

2. *A. urceolatus* Griseb. *Cat. pl. cub.* 173.

ANTILLIS : In monte *Toro* pr. *Santa Ana* in Cuba orientali (Wr.).

Huc probabiliter conferendus *Astephanus* quidam inter *A. ovalifolium* et *A. cubensem* medius, inter plantas Wrightianas cubenses sub n° 2964 confusus (B. H. *Gen. pl.* II, 747), qui et *Tylodontiam* mentitur. Dolendum est profecto plantas Wrightianas a mercatore quodam inscite et inaccurate distributas.

3. *A. cubensis* Kunth in HBK. *Nov. Gen.* III, 216, tab. 237 et in herb. Willd.! Dne *Prod.* 506! non Griseb.

ANTILLIS : In insula Cuba pr. *Regla* (Bonpland msc. n. 1277); *La Havana* (De la Ossa in herb. DC.).

4. *A. geminiflorus* Dne in *Ann. sc. nat.*, 1838, p. 343; *Prod.* VIII, 508. Cl. Gay *Fl. chil.* IV, 389.

In CHILE, secus viam ad *Arqueros*, octobri, in prov. Coquimbo (Cl. Gay, n. 263); in collibus circa *Coquimbo*, *Santiago*, etc. (Cl. Gay, n. 400 et 1600, Phil. *Pl. Chil.* n. 484 et n. 622 in herb. berol.); in insula *Aconcagua* (Phil. in herb. berol.).

5. *A. streptocarpus*, n. sp.

Caule volubili, gracili, puberulo; foliis e basi ovata truncato-lanceolatis, ut maxime pollicaribus, translucidis, adultis demum glabris; floribus.... folliculis linearibus glabris reflexis.

PARAGUAY, in planitie *Doña Juana*, septembri (Bal. n. 1366).

6. *A. nigrescens*, n. sp.

Ramis junioribus pubescentibus; foliis lineari-ellipticis, apice obtusis et valide mucronatis petiolo 2''' longo suffultis, siccis rigidis opacis convolutis pubescentibus, discoloribus, supra nigrescentibus, 6-8''' longis; cymis bifloris, folio brevioribus; pedicellis paulo brevioribus quam pedunculus, sepalis brevibus obtusis, petalis valvatis intus pubescentibus calycem longe superantibus.

GUYANA ANGLICA, pr. *Boraima* (Schomburgk n. 915 in herb. berol.).

7. *A. peruvianus*, n. sp.

Cynanchum lanceolatum R. et P. msc. in herb. Fischeriano nunc Petropolitano.

Ramis scandentibus, tortis junioribus cum foliis et fructibus pubescentibus; foliis breviter petiolatis ovalibus acuminatis; nervis obliquis; cymis paucifloris breviter pedunculatis, pedicellis pedunculum paulo superantibus, quam sæpissime refractis. Flores majusculi, calycis lobis ovalibus scarioso-marginatis, tubo brevioribus; corollæ carnosæ rigidæ tubo urceolato, lobis longis obtusis glabris clausis, fauce nuda, nisi antheris ex summo tubo circulariter orientibus et fere horizontalibus, stigma parvum subplanum operientibus; folliculis 2-pollicaribus, ventricosis, nigrescentibus, quorum unum abortivum.

In PERUVIA (Ruiz et Pavon).

IV. — ESMERALDIA, nov. gen.

Calyx eglandulosus. Corolla campanulata, laciniis intus nudis, in alabastro valvatis. Corona staminea nulla. Stamina

fauci corollæ adnata, tubo nullo, antheris membrana terminatis. Pollinia linearia, parva, apice affixa; stigma umbonatum. Folliculi lineares. — Suffrutices ramis erectis foliis linearibus oppositis, cymis sessilibus, floribus minimis.

1. *E. stricta*, n. sp.

Metastelma strictum Spr. in sched.

Suffrutex a basi ramosus, ramis rectis teretibus striatis brevissime pubescentibus, foliis linearibus oppositis cum caule asperulis 6-7''' longis fere sessilibus, secus marginem revolutis; fasciculis extra-axillaribus 5-6 floris, ita contractis ut flores sessiles e caule nasci videantur; floribus lutescentibus minimis, corolla campanulata, antheris membrana circulari in medio fissa apice terminatis; folliculis pilosis ovato-linearibus pollicaribus strictis infra paulum turgidis apice subulatis, seminibus lineari-elongatis muricatis comosis.

VENEZUELA : *Esmeralda*, in flumine Orinoco superiore, juniore 1853 (Spr. n. 3258).

V. — HEMIPOGON Dne *Prod.* VIII, 509.

Ultra species brasilienses, hîc describatur :

H. peruvianus, n. sp.

Suffrutex ramosus, ramis teretibus sparsim brevissime pubescentibus, foliis 4 pseudo-verticillatis confertis linearibus plicatis; floribus cymosis, pedunculo communi extra-axillari, merithallum æquante, delapso stigma relinquente; floribus parvis, sepalis linearibus, corolla basi valde dilatata, tubo ventricoso, intus nudo, lobis fere usque ad apicem interne pilosis, gynostegio parum prominente, stigmate umbonato, obtuso; folliculis brevibus, sesquipollicaribus.

PERUVIA (Hænke in herbario regio monacensi).

VI. — NAUTONIA Dne *Prod.* VIII, 509.

Species unica, *N. nummularia* Dne, brasiliensis et paraguayensis (Bal. n. 1799).

Subtribus 2ª. Corona simplici e phyllis liberis, gynostegium versus cucullatis, constante.

Asclepiadæ. — Dne *Prod.* VIII, 553.

VII. — ASCLEPIODORA Asa Gray *Proc. Acad. arts and sciences*, XII, 66.

Corolla rotato-patens. Cuculli basilares columnæ brevissimæ toti inserti, patenti-assurgentes, calceoliformes, intus rimosi, versus apicem crista lamelliformi interiore quasi bilocellati. Caudiculi polliniis piriformibus longis breviores.

1. *A. circinalis.*

Acerates circinalis Dne *Ann. sc. nat.*, 1838, p. 321, tab. XI, fig. C; *Prod.* VIII, 522!

Caulibus a radice annuis brevibus, foliis linearibus, floribus purpureis, cucullis pallidis gynostegium paulo superantibus, folliculis ovato-inflatis attenuatis 3″ longis.

Mexico : In montibus haud procul versus N.-E. a *Saltillo* distantibus, julio fructifera (Edw. Palmer n. 815); in summo monte *San Felipe* prope nives perennantes, julio (Andr. n. 238); *Jotao* in regione Oajacensi, 5000. julio (Gal. n. 1571 *c*); absque loco (Karw. in herb. regio Monac.).

2. *A. asperula.*

Acerates asperula Dne *Prod.* VIII, 522!

Caulibus a radice annuis longis, foliis lanceolato-linearibus longissimis, secus marginem asperulis, sepalis lanceolatis pilosis, corolla albida carnosula, cucullis obtusis fuscescentibus, stigmate depresso pentagono, polliniis pendulis compressis extrinsecus arcuatis, caudiculo brevi ad mediam retinaculi partem affixis.

Mexico : *Cañon* et *Curta Madra*, haud procul merid. versus a *Saltillo*, martio (Edw. Palmer n. 818); *San Luis de Potosi* (Virl. n. 1695); pr. *Huejutla*, in apricis, secus viam a *Tanque Colorado* ad *Victoria*, in silva Palmarum, februario (Karw. n. 454 in herb. petropolitano).

3. *A. gomphocarpoides.*

Acerates gomphocarpoides Dne *Ann. sc. nat.* 1838, p. 322; *Prod.* VIII, 522!

Caulibus a cespite suffruticoso annuis compressis superne incanis, foliis linearibus acutis breviter petiolatis, secus marginem anguste revolutis supra glabris, junioribus subtus pubescenti-incanis, cucullis ascendentibus oblongis gynostegium æquantibus.

MEXICO : In frigidis altæ planitiei pr. *Toluca* (Andr. n. 235).

VIII. — ASCLEPIAS L. emend. R. Br. *Wern. Soc.* I, 36. Dne *Prod.* VIII, 564. Benth. et Hook. *Gen. Pl.* II, 754.

Corolla reflexa; cucullis e linea media interna emittentibus processum corniformem seu corniculum; pollinia pendula, longa, piriformia, caudiculo extrinsecus arcuato.

SECT. I[a]. Corniculis plus minus cylindricis, strictis, erectis.

A. Plantæ jam annuæ florentes.

1. *A. curassavica* L. *Sp.* 314. Willd. *Sp.* I, 1266. Kunth in HBK. *Nov. Gen.* III, 190! Dne *Prod.* VIII, 566! Griseb. *Fl. W. Ind. Isl.* 419. Asa Gray *Synopt. Fl.* II, 90. Eggers *Ste-Croix's Flora*, 130. Sloane tab. 139, f. 4, 5. Descourt. *Fl.* II, tab. 116. *Bot. Reg.* tab. 81.

A. margaritacea Hoffmannsegg in Rœm. et Schult. *Syst.* VI, 86! *Apocynum caule erecto simplici annuo* L. *Hort. Cliff.*

Planta, quæ jam in horto parisiensi ineunte julio florescit, flores tum in caulibus annuis, primo vere e seminibus in tepidario ortis præfert, tum in caulibus hoc anno tantum e rhizomate natis, tum in novellis ramis, e caulibus vetustis basi lignosis induratis.

Nota in FLORIDA et LOUISIANA (introducta?); vulgaris in ANTILLIS : Cuba (Ramon de la Sagra); Haïti (Ehrenb., Schwanecke, Mayerhoff n. 69); Saint-Thomas (Ehrenb. n. 172, Gollmer, Wydler n. 27); Guadalupa (Éd. André); Martinica (Sieb. n. 28, Plée, Hahn n. 487); Trinidad (Sieb. n. 130).

In MEXICO vulgaris : *Tampico* (Karw., Berl. n. 12); *Huejutla* (Karw. n. 1339); *Chapopote* (Karw.); *Hacienda de Tamalor*, *Cerro del Olomite* (Karw.); *Tihuatlan* (Karw. n. 1338); *Vera-Cruz*, aprilis 15 (Virl. n. 1689, 1690), et septembri etiam florifera (Gouin); *Orizaba* (F. Müll. n. 1126, Bott. n. 318, augusto, Bourg. n. 1398, novembri medio florifera); *Cordova*, februario-aprili (Bourg. n. 1981); *Cuernavaca* (Bilimek n. 219); *San Murcos* (Bilimek n. 222); *Xochicalco* (Hahn, junio fructifera); *Acapulco* (Voy. de la Vénus); in

prov. Oajacensi, secus rivulos, 5000! *Tehuacan* (Gal. n. 1511); *Yucatan* (Gal. n. 1622); inter *Chalco* et *Gonatepec* (Andr. n. 234); *Campeche* (v. Christmar); absque loco (Aschenb. n. 1152, Schaffn. n. 864, Uhde n. 743, 744).

In pratis humidis circa *Granada*, Nicaragua (P. Lévy n. 11), *San-Jose de Costarica* (Hoffm. n. 230); *Cartago* (Boussingault); *Cumana* (Bonpl. n. 19); *Caracas* (Gollmer); *Porto Bello* (Billberg); *La Guayra* (Moritz); *Surinam* (Weigelt, Wullschlaegel); *Ocaña* in Nova Granada (Schlim n. 1123); *Guyaquil* (Gaudichaud): Peruvia (Meyen, Dombey); in Chile pr. *Arica*, *Valparaiso* (A. de Jussieu); *Lima* (Philippi); Paraguay : *l'Assomption* in pratis humidis (Bal. n. 1331).

Valde diffusa in toto orbe tropicali v. subtropicali, in insula Melitensi (herb. Coss.), in insula *Celebes* (La Savinierre n. 286); in Nova-Guinea (Lesson).

2. *A. similis* Hemsl. *Biol. of Central. Amer.* (Bot.) II, 329.

MEXICO : in prov. Chiapas (Ghiesb. n. 665, 666). — Non visa.

B. Plantæ perennantes.

α. Caules herbacei rari elati e cespite perenni orientes.

† Foliis alternis vel sparsis, planta non lactescens.

3. *A. tuberosa* L. *Sp.* 316. Dne *Prod.* VIII, 567. Engelm. et Gray *Mexic. Bound.* 164!

MEXICO : Sonora (*Mex. Bound. Survey* n. 1076); *La Cumbre de Santyaquilco* (Karw. n. 453, augusto 1842).

†† Foliis oppositis.

4. *A. nivea* L. part. Griseb. part. Asa Gray *Proc. Amer. Acad.* XII, 70.

Vulgaris in ANTILLIS : Cuba, Havana (Sartorius, Bonpland n. 5312, Karw., Pœppig); Haïti (Mayerhoff n. 5); *Port-au-Prince* (Jaeg. n. 45).

In MEXICI prov. Coahuila : *Caracol Mountains* pr. *Monclova* (Edw. Palmer n. 812).

Species confuse cum *A. phytolaccoidi*.

5. *A. alticola*, n. sp.

Caule circiter pedali, supra florifero; foliis sesquipollicaribus, infra pallidioribus, secus mesonevron et marginem pilosulis ellipticis, basi attenuatis, sessilibus; pedunculis folia excedentibus; corolla albo-rosea, cucullis gynostegium æquantibus, corniculis conspicuis falciformibus.

MEXICO : In Cordillera inter *Cuernavaca* et *Toluca* (Ghiesbr. n. 34).

6. *A. pratensis* Benth. *Pl. Hartw.* 45!

Glaberrima, foliis late lanceolatis obtusis basi subcordatis 3-pollicaribus, prope basin 1" latis, floribus albidis, cucullis basi truncato-auriculatis strictis, apice angustatis obtusis, gynostegio paulo longioribus, corniculo lineari-falcato breviore quam cucullus.

MEXICO : In pratis humidis, *Morelia* (Hartw. n. 45); Gal. n. 1549.

7. *A. puberula* Asa Gray *Proc. Amer. Acad.* XVI, 104. Hemsl. *o. c.* 325.

Differt a præcedente corniculo obtusissimo prorsus adnato, foliis longius petiolatis, etc.

MEXICO : *Morales* pr. *S. Luis Potosi* (Schaffn. n. 60 in herb. Kewensi). — Non visa.

8. *A. lanuginosa* Kunth in HBK. *Nov. Gen. et Sp.* III, 193. Dne *Prod.* VIII, 564. Hemsl. *o. c.* 324 non Nuttall.

Caule robusto, foliis longis latisque acutis oblongis basi subcordatis infra lanuginosis in parte superiore caulis aliquando alternis; umbellis densifloris breviter pedunculatis, floribus, ochroleucis, cucullis strictis apice late apertis gynostegium superantibus, corniculo brevi, e medio cucullo versus stigma horizontaliter tendente.

MEXICO : Absque loco (Bilimek, Schaffner n. 858, Aschenb. n. 98, Uhde n. 732); ceterum in frigidioribus mexicanis : *San Luis de Potosi* (Virlet d'Aoust, Parry et Palmer n. 578); inter *Gasara* et *Pachuca*, 7800′ (Bonpland n. 4056); *Toluca* (Andr. n. 231); in arvis cultis circa *Mejico*, junio-julio florens (Ghiesbr. n. 57); *Mixcoac* pr. *Mejico*, maio-junio fructifera (Bourg. n. 62; Graham n. 246, 247); *Jalisco* (Sinclair); *Misteca alta* in prov. Oajacensi (Gal. n. 1510).

9. *A. barjoniæfolia*, n. sp.

Caule tereti glabro striato, foliis approximatis imbricatis ovalibus basi subcordato-truncatis, apice attenuato-acutis, infimis 2 1/2" longis, 10‴ latis, nervis crebris patentibus, intervallo 2‴ tantum lato sejunctis rectis parallelis paulum prominentibus, nervo medio lato infra tæniiformi, petiolo valido brevissimo, umbellis bracteolatis confertis folium supe-

rantibus, pedunculis pollicaribus pedicellos graciles villosos paulo superantibus recurvis, petalis ovalibus pedicello dimidio multo brevioribus, cucullis luteis strictis obtusis intus late apertis gynostegium superantibus, corniculo obtuso arcuato cucullum æquante....

BOLIVIA : a 1500 usque 2000 millia in interiorem regionis partem, lat. 15-18° S. (Bridges n. 36, 118).

10. *A. otarioides*, n. sp.

Caule... crasso compresso striato, foliis magnis 3″ longis, 2″ latis, obtusis, basi cordatis, apice retuso-mucronatis, junioribus albo-villosis, adultis supra glabrioribus, infra niveo-tomentosis; pedunculis paulo brevioribus quam folia, umbellis ∞-floris, pedicellis flore longioribus, sepalis lanceolatis dimidium florem æquantibus, petalis rubris in inferiore parte dilatatis, cucullis aurantiacis strictis gynostegio duplo longioribus, corniculis gracilibus supra gynostegium incurvatis.

MEXICO : *Conservera*, desierto, 11 maii (Uhde n. 733 in herb. berolinensi).

11. *A. melantha* Dne *Prod.* VIII, 570.

Foliis ovato-lanceolatis acuminatis subtus glaucescentibus; pedunculis brevibus versus apicem caulis congestis, umbellis laxifloris, floribus atro-violaceis, cucullis angustis longissimis; infra et intus breviter auriculatis, corniculo brevi arcuato.

MEXICO : In medio monte *San Felipe* (Andr. n. 233); absque loco (Uhde, n. 735, Karw. in herb. Zuccarini); in prov. Oajacensi (Sallé), in Pinetis, 8000′ (Gal. n. 1514), *Yavesia* (Gal. n. 7211 *b*).

β. Caules infra lignosi, ramosi, supra herbacei.

† Foliis ovatis.

12. *A. ramosa*, n. sp.

Caule crasso infra lignescente, ramoso; foliis oppositis brevissime petiolatis ovali-elongatis acutis, basi rotundato-subcordatis glaberrimis, nervis parallelis rectis, mesonevro prominente, siccis læte viridibus, subcarnosis, secus marginem incrassatis, in imis ramis minoribus, summis 2″ 1/2 longis, 1/2″ latis; umbellis terminalibus folia vix superantibus, pedun-

culo cum caule erubescente, pedicellos paulo superante, sepalis lanceolatis dimidiam corollam haud attingentibus, cucullis arrectis apice rotundatis, intus late apertis, gynostegium superantibus, corniculis brevibus fere horizontalibus.

BOLIVIA : In prov. Tarija (Wedd. n. 411, januario 1846).

Huc propius attinet *A. marginata* Dne, brasiliensis.

†† Foliis linearibus.

13. *A. Linaria* Cav. *Icon.* I, p. 42, tab. 57; *Præl.* n. 235. Willd. *Sp.* I, 1273! Kunth in HBK. *Nov. Gen.* III, 192! Dne *Prod.* VIII, 570. Benth. *Pl. Hartw.* 24, 33. Gal. *Bull. Brux.* XI, n° 6. Engelm. *Mex. Bound.* 164. Hemsley *o. c.* 324.

A. pinifolia Nees in sched.

Caule ramoso infra lignescente, foliis linearibus rigidis acicularibus sparsis densissimis, umbellis lateralibus, floribus albis, cucullis strictis gynostegium paulo superantibus intus late apertis utrinque 1-dentatis, corniculo brevi, involuto, antherarum alis membranaceis; pedicellis post anthesin deflexis, folliculis erectis infra tumidis.

Species mexicana tantum, sed in MEXICO vulgaris: *Sierra de Pajarito Yanos* in prov. Chihuahua, maio (Schott in Engelm. *loc. cit.*); *Sierra Madre* (Seem. n. 2066); *Lerios*, 10000′, orientem versus a *Saltillo* (Edw. Palmer n. 811, julio), *San Luis de Potosi* (Virl. n. 1694, Schaffn. n. 857 in herb. berol., n. 332 in herb. Coss., Parry et Palmer n. 585); in planitie alta mexicensi (Ghiesbr. n. 56, Aschenborn n. 516, Uhde n. 739, Émy, Méhédin, de Berghes); *Toluca* (Andr. n. 236); *Guanajuato* (Hartw. n. 215); inter *Tampico* et *Real del monte* (Berl. n. 224); *Pachuca* et *Tanque colorado* (Karw.); pr. ignivomum montem *Batea* (Guillemin-Tarayre); *Guadalupe* pr. *Mejico* (Hahn n. 61, Bilimek n. 225 et 226); *Piñon* (Bilimek 224); pr. *Mejico* et *Chalco*, julio florens (Bonpland); pr. *Mejico*, maio in aridis supra *Tacubaya* (Bourg. n. 61); *Tehuacan* (Bott.); in frigidis pr. *los Aumeros de los retumbados*, sept. fructifera (Schiede n. 252); *Puebla* (v. Christmar); *Misteca alta*, *Tlajiaco*, *Zimapan*, 6000′ (Gal. n. 1515 et 1555), *Milla* in prov. Oajacensi (Andr. 237).

14. *A. verticillata* L. *Sp.* 31. Willd. *Sp.* I, 1278 Spr. *Syst.* I, 847. Dne *Prod.* VIII, 569 excl. var. β. Engelm. et Gray *Mex. Bound.* 164. Gray *Proc. Amer. Acad.* XII, 71; *Synopt. Fl.* II, 97.

Foliis 3-4-verticillatis, floribus albidis parvis, cucullis strictis late apertis gynostegio brevioribus, corniculo gracili exserto.

Var. *α. galioides* Kunth in HBK. *Nova Gen.* III, 188. — *A. linearis* Scheele in *Linn.* XXI, 758.

Foliis angustioribus.

Valde diffusa in America septentrionali (Hook. *Fl. bor.-amer.* II, p. 54, tab. 144), et usque in Texas (Lindh. fasc. III, n. 456, fasc. IV, n. 657), et in Novo-Mexico (Fendl. n. 694) indigena, unde fit mexicana, scilicet :

In prov. MEXICI Sonora et Chihuahua (Wright, Parry et Palmer n. 584) ; *San Lorenzo de Laguna*, occidentem versus a *Parras* in prov. Coahuila, maio (Edw. Palmer n. 809) ; in montibus circa *Mejico* (Berl. n. 568); pr. lacum *Cuiseo*, haud procul a *Valladolid de Mechoacan* (Bonpl. n. 4304); *Tanquecillas* (Karw.); *Cañon de la Minas* et *Victoria* (Karw. n. 470); in uliginosis pr. *Leon* in prov. *Guanajuato* (Hartw. n. 216); absque loco (Aschenb. n. 1191).

Var. *β. mexicana.* — *A. mexicana* Cav. *Icon.* I, p. 42, tab. 58.

Foliis latioribus.

In alta planitie mexicana, secus rivulos (Ghiesbr. n. 551, Schaffn. n. 330, 331, 862, Schiede) ; *S. Angel* pr. *Mejico* secus margines agrorum, maio (Bourg. n. 63) ; *Chapultepec* in fossis (Hahn in herb. Berol.); *Chicahuastla* in prov. Oajacensi (Gal. n. 1616); in prov. Chiapas (Ghiesbr.).

15. *A. linifolia* hort. matrit. sec. L. Dufour in HBK. *Nov. Gen. et Sp.* III, 190!

Foliis inferioribus lanceolatis, siccis sæpe nigrescentibus; superioribus linearibus, secus margines recurvis, mesonevro albido; corolla alba secus margines in medio carnea, cucullis niveis basi carneis strictis, gynostegio æquilongis, corniculo cucullum superante gracili niveo super stigma incumbente, pedicello fructifero erecto.

In MEXICO vulgaris : *San Luis de Potosi* (Virl. n. 1088); *Mejico* (Berl. n. 563, Uhde n. 740); inter *Mejico* et *Chapultepec*, maio (Bonpland), *Carmen* (Wawra n. 246); *Lizardo* (Wawra n. 269); in prov. Oajacensi (Gal. n. 1619, martio), *Misteca alta* secus rivulos, aprili, 7000′ (Gal. n. 1509).

Culta in schola botanica Musæi parisiensis.

16. *A. virgata* Lag. in hort. matrit. (1804) (ex seminibus a D. Sessé missis, unde in hortum lugdunensem, deinde in taurinensem immigravit). Balb. *Cat. Stirp. hort. Acad. Taurin.*

(1813), p. 14. Lag. *Gen. et Sp.* (1816), p. 14. Sweet *Brit. Fl. Gard.* ser. 2, tab. 85. Asa Gray *Proc. Amer. Acad.* XII, 70.

Foliis lanceolato-linearibus, corolla rubescente, majori quam præcedentis, cucullis aurantiacis strictioribus gynostegio longioribus apice rotundatis, corniculis vix e cucullo conspicuis.

Mexico : In alta planitie (Schaffn. n. 863); *La Cumbre de Santyaquilco* (Karw. n. 471 *b*); *La Mula* (Karw. n. 471); in ascensu ad *Ixcatlan*, in temperatis, 4 aug. 1841 (Darw. n. 469).

Haud facile dijudicandum utram ad speciem, *A. virgatam* an *A. linifoliam*, pertineat *A. angustifolia* Willd. in Schweigger *Enum. horti bot. regiomontani* (1812), p. 13, R. et S. *Syst.* VI, 70 non Ell.

17. *A. rubricaulis* Kunth in HBK. *Nov. Gen. et Sp.* III, 189!

Foliis longis linearibus, junioribus lanatis, pedunculo breviore quam folia, umbella a foliis superata, flore parvo, stipite brevissimo, cucullis 3-dentatis gynostegium æquantibus corniculo hamato cucullum excedente.

Amer. centrali : in Mexico pr. *La Venta del Peregrino* (Bonpl. n. 3919); in prov. Oajacensi pr. *Pola* (Gal. n. 1618) et pr. *Chicahuastla* (Gal. n. 1617); *Hacienda de Santa Rosa* in Costa Rica (Œrsted).

γ. Caulibus annuis numerosis e cespite perenni divergentibus.

† Foliis linearibus.

18. *A. quinquedentata* Asa Gray *Proc. Amer. Acad.* XII, 71; XVI, 103!

Foliis linearibus pollicaribus cum caule albo-tomentosis, pedunculis longis, pedicellis post anthesin refractis, petalis intense vinosis, cucullis extra brunneis et pilosis, ore superiore 5-dentato, lobis intermediis acutis longioribus, extimis minoribus, medio cum dorso gibboso corniculi adherente, corniculo arcuato inflexo gracili gynostegium superante.

In Mexici prov. *San Luis de Potosi* (Parry et Palmer n. 583, Schaffner n. 57); *Conservera*, junio (Uhde n. 738).

Etiam in Novo-Mexico indigena.

19. *A. Coulteri* Asa Gr. *Proc. Amer. Acad.* XII, 71. Hemsl. *Biol. of centr. Amer.* II, 323.

Pedicellis filiformibus pedunculo subæquilongis..., cucullis stipite crasso triplo longioribus gynostegium æquantibus complicato-compressis subquadratis, secus dorsum carinatis, in centro solidis, apice truncatis subintegris; processu lato subulato falcato intra apicem cuculli libero integerrimo longius exserto.

In Mexico : Coulter n. 983 (non visa).

20. *A. Schaffneri* Asa Gray *Proc. Amer. Acad.* xvi, 103.

Umbellis laxe paucifloris; floribus rubellis, cucullis antheras superantibus complicato-compressis, infra et secus dorsum carnosis solidis, superne petaloideis, antice utrinque longe acuminato-productis, ore superiore in medio calloso, corniculo subulato gracili rectiusculo longe exserto; pedunculo fructifero deflexo, folliculo fusiformi puberulo arrecto.

In MEXICI prov. *San Luis de Potosi* (Schaffn., Parry et Palmer n. [illegible])

†† Foliis ovalibus.

21. *A. euphorbiæfolia* Engelm. *Proc. Amer. Acad.* xvi, p. 104. Hemsl. *Biol. of centr. Amer. (bot.)*, ii, 323, tab. LVI A, f. 1-4.

Humifusa, a basi ramosa, fere glabra, foliis oppositis parvis ovatis subcordatis raro oblongis subcarnosis venosis breviter petiolatis; pedunculis terminalibus umbellas 7-9 floras æquilongis; floribus roseo-albidis; stipite brevissimo, cucullis ovato-oblongis obtusis, corniculo falcato brevi incluso, pedicellis fructiferis deflexis, folliculis arrectis lævibus puberulis.

In MEXICI prov. *San Luis de Potosi* (Schaffn., Parry et Palmer).

22. *A. nummularia* Engelm. *Mex. Bound.* 163, tab. 43 A.

Caule humili, foliis oppositis albo-lanatis orbiculatis, pedunculis folio longioribus pedicellos superantibus, cucullis cochleariformibus, corniculo brevissimo horizontali vix exserto.

Non solum in Novo-Mexico, sed etiam in MEXICI prov. *Chihuahua* pr. *Santa Maria* (Parry) et in prov. *Sonora* pr. *Santa Cruz* [illegible]

23. *A. Virletii*, n. sp.

Rhizomate crasso; caulibus vix pedalibus herbaceis ex apice rhizomatis multis diffusis tenuibus pilosis apice tantum vel fere floriferis, foliis oppositis parvis sessilibus ovalibus utrinque breviter lanosis; calycis laciniis longis linearibus, corolla obscure rubra, gynostegio fere sessili, corona gynostegium paulo superante, cucullis strictis apice distincte trilobatis, corniculis prominentibus foliaceis compressis planis apice denticulatis et incurvatis.

In MEXICO: *San Luis de Potosi* (Virl. 1685, 1692); absque schedula (Karw).

SECT. IIª. Corniculis a basi ad apicem sensim dilatatis.

α. Foliis linearibus.

24. *A. rosea* Kunth in HBK. *Nov. Gen. et Sp.* III, 189! Dne *Prod.* VIII, 569! Benth. *Pl. Hartw.* 290! Hemsl. *op. cit.* 326.

Parvula, ramis a rhizomate divaricatis, foliis linearibus longis, junioribus albo-tomentosis, pedunculis folia superantibus, corolla rosea, cucullis a basi ad apicem sensim dilatatis, gynostegium æquantibus, ore superiore truncato.

MEXICO : *Chilpancingo*, 4200′ (Bonpl. n. 3926); *Mirador* (Linden n. 249); *Guanajuato* (Hartw. n. 1613); *Xochicalco* (Hahn); *Orizaba* (F. Müll. n. 505); in sterilibus pr. *Zacuapan*, februrio (Gal. n. 1542); in prov. Oajacensi, *Yavesia*, 7000′ (Gal. n. 1516); in quercetis prov. Chiapas (Linden).

GUATEMALA (Skinner), in pratis siccis, maio 1866 (Bern. n. 312).

25. *A. macrotis* Torr. *Mex. Bound.* 164, tab. 45 B (ubi *A. macrocera*); Asa Gray *Synopt. Fl.* II, 94.

Affinis præcedenti, distincta nervo medio cucullorum extrinsecus longe producto et recurvo.

Non solum in prov. Texas (Wr. n. 1691), sed etiam in prov. MEXICI Chihuahua, secus flumen *Rio Grande* circa *El Paso* (Bigelow, Parry).

26. *A. involucrata* Engelm. *Mex. Bound.* 163! Asa Gray *Synopt. Fl.* II, 94.

Caulibus e cespite lignoso brevi pluribus; foliis oppositis alternisve lineari-lanceolatis breviter petiolatis secus margi-

nem tomentosis; umbellis terminalibus sessilibus involucratis, cucullis ovatis acutiusculis patentibus gynostegio subu plo brevioribus; corniculo vix exserto; folliculis ovato-oblongis lævibus.

Non solum in prov. Texas et New-Mexico (Wr. n. 1690, Fendl. n. 107), sed etiam in MEXICI prov. Sonora, *San Luis Mountain* (capt. E.-K. Smith), et in prov. Chihuahua, inter *La Laguna de Guzman* et *El Paso* (Bigelow, Thurber, aprili-maio).

Habitu maxime affinis *A. unciali* E.-L. Greene (Hall et Harbour n. 478).

27. *A. brachystephana* Engelm. *Mex. Bound.* 163! Asa Gray *Synopt. Fl.* II, 94, exclusis locis. Hemsl. *op. cit.* 323.

Caule ramoso elatiore, foliis oppositis lineari-lanceolatis longe angustatis basi in petiolum brevem attenuatis glabratis; umbellis pluribus extraaxillaribus pedunculatis plurifloris; cucullis truncatis patulis antice bidentatis gynostegio sessili dimidio brevioribus, corniculo falciformi, folliculis oblongis brevibus.

In arenosis MEXICI septentrionalis : Sonora (Wright); Chihuahua (Pott); Coahuila circa *Saltillo*, aprili (Gregg, Palmer n. 814), et circa *Parras*, junio (Palmer n. 813 in herb. Coss.); *San Luis de Potosi* (Parry et Palmer n. 576).

β. Foliis ovatis

† Cucullorum ore superiore extrinsecus non producto.

28. *A. grandiflora*, n. sp.

Caule simplici erubescente; foliis parvis, reticulato-venosis, glabris, obovatis; pedunculis ex axillis etiam infimis ortis, folia superantibus, apice cum pedicellis puberulis; floribus magnis, petalis erubescentibus, cucullis aurantiacis triangularibus, gynostegium æquantibus, corniculis supra gynostegium horizontaliter productis.

In MEXICO, absque loco (Hahn in herb. Mus. Paris.).

29. *A. setosa* Benth. *Pl. Hartw.* 24! Mart. et Gal. *Bull. Brux.* XI, n. 6! Dne *Prod.* VIII, 567!

A. hirsuta Nees in sched.! — *Asclepias contrayerva* Aulagne

Ét. sur les Convolvulacées, p. 135. — *Convolvulus Mechoacana* Auct. pharm. non R. et S. — *Contrayerva* incolarum.

In Mexico, absque loco (Schaffner in meo herb., Berghes in herb. Petropol., Schaffn. n. 860, in herb Berol.); *Arumbaro* in prov. *Mechoacan*, 3500′ (Gal. n. 1547); *San Luis de Potosi* (Virl. n. 1684); *La Cumbre de Santyaquilco* (Karw.); *Aguas calientes* (Hartw. n. 213); in dumetis pr. *Cuernavaca* (Ghiesbr. n. 31); in pinetis secus montes inter *Huichilaque* et *Cuernavaca* (Ghiesbr. n. 33); *Zimapan* (Coulter n. 989, 991); *Zacuapan* (Gal. n. 1544, Linden n. 343); *Mirador* (Sartorius); *Orizaba* (Bourg. n. 3036, 2713 *bis*, Bott. n. 315); in savanis pr. *Vera Cruz*, junio, 3000′ (Gal. n. 1506); in prov. Oajacensi (Ghiesbr. n. 669).

Rhizomate crasso medicinali, caulo ramoso ascendente setoso hispido, foliis brevissime petiolatis ovato-lanceolatis basi cordatis, utrinque viridibus et pilis longis albis sparse setosis, umbellis interpetiolaribus longe pedunculatis, floribus majusculis, cucullis latissimis gynostegium æquantibus, utrinque antice dentatis, corniculo lato obtuso erecto cucullum superante, folliculis ventricosis alato-marginatis.

30. *A. ovata* Mart. Gal. *Bull. Brux.* xi, n. 6.

A. neglecta Hemsl. *op. cit.* 315! — *Cynanchum campanulatum* Pavon msc. in herb. Fischeriano nunc Petropolitano.

Caule infra suffruticoso a basi ramoso, dense pubescente, foliis oppositis subsessilibus ovatis acutiusculis basi rotundatis supra glabriusculis infra breviter et præsertim secus nervos pubescentibus; pedunculo 1-1 1/2-pollicari breviore quam folium, pedicellos superante; gynostegio longe stipitato, cucullis latis gynostegio brevioribus, corniculo falcato exeunte, folliculis linearibus.

In Mexico : *San Luis de Potosi* (Virl. n. 1969); in alta planitie mexicana (Ghiesbr. n. 101, augusto); pr. *Zapan*, junio-augusto (Bourg. n. 319); *Zimapan* (Coulter n. 984); *Tlalpuxahua* (Graham); *Orizaba* (Bott. n. 1542, decembri, Émy, Bourg. n. 2714).

31. *A. Jamesii* Torr. *Mexic. Bound.* 162.

A. obtusifolia var. *β. latifolia* Torr. antea in *Ann. Lyc.* ii, 217. — *A. obovata* Torr. *Fl. of northern and Middle States*, iii, 182 part. Dne *Prod.* viii 570 part. non Ell.

Non solum in Colorado, Texas, etc., sed etiam in MEXICI prov. *Sonora*, julio (Parry).

Foliis latissimis retusis mucronatis subcordatis, umbellis brevissime petiolatis, cucullis truncatis gynostegio brevioribus, corniculo vix exeunte.

32. *A. pellucida*, n. sp.

Caule compresso striato; foliis maximis petiolatis tenuibus pellucidis ovato-lanceolatis infra attenuatis, supra acuminatis, secus marginem subundulatis, infra præsertim secus nervos et nervillos araneoso-puberulis; pedunculis folio multo brevioribus pedicellisque minute puberulis; flore mediocri; cucullis latis, supra truncatis, paulo brevioribus gynostegio, corniculis acute prominentibus, folliculis late ovato-acutis.

MEXICO : *San José del Oro* (Karw. in herb. regio monacensi); *Mejico* (Berl. n. 739); *S. Christoval* pr. *Orizaba*, sept. (Bott. n. 317).

33. *A. bidentata* Hemsl. *op. cit.* II, 322.

Caulibus teretibus, puberulis, foliis petiolatis tenuibus ovato-lanceolatis etiam semipedalibus, basi rotundatis, glabrescentibus, umbellis interpetiolaribus longiuscule pedunculatis, cucullis gynostegium paulo superantibus, latis inflatis, ore superiore truncato utrinque dentato.

In MEXICO pr. *Real del Monte* (Coulter n. 985).

34. *A. boliviensis*, n. sp.

Caule gracili, foliis densis lineari-lanceolatis basi rotundatis, glabris; pedunculo paulo longiore quam pedicelli, umbellis brevioribus quam folia, tum secus caulem lateralibus tum terminalibus; sepalis lineari-lanceolatis, cucullis gynostegium æquantibus, ore superiore oblique truncato integro utrinque dentato, corniculo valido falciformi; folliculis 3-4″ longis ovali-attenuatis cum pedicello arrectis.

BOLIVIA : *Chuquisaca* (d'Orb. n. 1225, Bridges n. 37).

35. *A. Weddellii*, n. sp.

Caule cylindrico robusto striato puberulo, foliis 5-6-polli-

caribus, lanceolatis, basi cuneatis, nervis permultis parallelis puberulis; pedunculis longis pedicellos plus quam duplos æquantibus, petalis minoribus quam dimidius pedicellus; sepalis lanceolatis corollam dimidiam sequantibus, cucullis gynostegium æquantibus, ore superiore oblique truncato integro intus utrinque dentato, corniculo arcuato sensim acuminato.

BOLIVIA : *Santa Cruz de la Sierra*, nov. 1845 (Wedd. n. 3526).

36. *A. glaucescens* Kunth in HBK. *Nov. Gen. et Sp.* III, p. 190, tab. 227! Hemsl. *op. cit.*

Caule simplice glaberrimo, foliis lineari-vel ovato- v. obovato-oblongis, mucronulatis, plus minus cordatis, superioribus angustioribus, transverse venosis, subtus glaucescentibus, brevissime petiolatis; pedunculis tum axillaribus folio brevioribus, tum terminalibus; floribus magnis, albo-roseis, gynostegio lato brevi, cucullis latis, gynostegium æquantibus, ore superiore sinuato in utraque parte laterali convexo, corniculis inclusis; folliculis e pedicello deflexo erectis, maturis ventricosis et crasse acuminatis, seminibus planis secus marginem undulatis.

MEXICO : Inter portum *Acapulco* et *la Venta de la Maxonera* (Bonpl. n. 3920); *Cuernavaca* (Hahn n. 895); in planitie temperata a *Cuernavaca* usque ad *Iguala*, junio-augusto (Ghiesbr. n. 32 et 117 in herb. petropolitano); *S. Christoval* pr. *Orizaba*, augusto (Bott. n. 316, 1541); *Orizaba* (F. Müll. n. 809); in humidioribus Cordilleræ Oajacensis, 5-7000′ (Gal. n. 1508); in prov. *Chiapas* (Ghiesbr. n. 667, 668).

AMER. CENTR. : Guatemala (Friedrichsthal); *Dueñas*, in monte ignivomo *Fuego* (Salvin n. 4950); *S. José de Costa Rica* (Hoffm. n. 486); in prov. Chiriqui et Veragua (Vagner).

Var. β. *elata*. — *A. elata* Benth. *Pl. Hartw.* 24. — *A. glaucescens* Asa Gray *Proc. Amer. Acad.* XII, 67. — *A. Sullivantii* Torr. *Mex. Boundary* p. 162 non Engelm.

Caule robustiore, foliis majoribus, pedunculis folia æquantibus vel superantibus.

In MEXICO : *San Luis de Potosi* (Parry et Palmer n. 579); *Aguas calientes* (Hartw.), *Cuernavaca* (Bilimek n. 376); *Orizaba* (Bourg. n. 2713).

A. Sullivantii Engelm. differt pedunculis minimis. Adest autem in exsiccatis Mullerianis specimen nº 506, e monte Orizabensi, quod nobis mancum visum, et ad *A. glaucescentem* referendum, nisi corniculi cucullis longiores.

†† Cucullorum ore extrinsecus producto.

37. *A. pallida*, n. sp.

Radice fibrosa multiplici, caule infra ramoso lignescente sesquipedali, in superiore parte puberulo, foliis 2-pollicaribus pallide virentibus breviter pilosis sessilibus ovalibus basi rotundatis, nervis paucis arcuatis, acuminatis, margine calloso; pedunculis æquantibus pedicellos, umbellis congestis folium æquantibus, corolla circiter dimidium pedicellum æquante, albo-virente, cucullis aurantiacis gynostegium valde superantibus, utrinque unidentatis, ore superiore sinuato, corniculis falciformibus acutis robustis.

PARAGUAY : *Villa Rica*, in campis, octobri florens (Bal. n. 1360 part.), ubi decocta adversus viperarum morsus auxiliatur.

38. *A. multinervis*, n. sp.

Differt ab *A. pallida* floribus luteo-virentibus, nervis foliorum magis numerosis, subrectis, infra magis prominentibus, cucullis gynostegium vix superantibus, ore superiore integro. Ceterum folliculi cum pedicellis arrecti, 3' longi, apice longe attenuati pubescentes.

PARAGUAY : *Villa Rica*, octobri (Bal. n. 1360 part.); *Paraguari*, in pascuis, octobri florifera, decembri fructifera (Bal. n. 1360 *a*).

39. *A. Bridgesii*, n. sp.

Caule striato, angulato, bifariam villoso; foliis lanceolatis acutis 5-6-pollicaribus, infimis basi subcordatis, breviter petiolatis, summis basi paulum cuneatis, nervis obliquis arcuatis infra prominentibus, infra sparsim et breviter pilosis; pedunculo pedicellos plus quam duplos æquantibus; umbella bracteolata, folio superata, petalis reflexis dimidium pedicellum æquantibus; sepalis longis hirtis lineari-lanceolatis corollam plus quam dimidiam æquantibus; cucullis gynostegio

paulo brevioribus, ore superiore oblique truncato integro undulato, corniculis arcuatis subito in acumen attenuatis.

BOLIVIA, a 500 ad 2000 millia a mari in interiorem partem, 15°-18° lat. austr. (Bridges n. 43).

40. *A. Curupi*, n. sp.

Foliis lineari-ellipticis, 3 1/2" longis, basi attenuatis, apice acutis; puberulis cinerascentibus, nervis arcuatis raris, umbella bracteolata e pedunculis longis folia superantibus; corolla minore quam dimidius pedicellus, cucullis truncatis gynostegium æquantibus, corniculis falciformibus acutis.

Nomen vernaculum Guarani *Curupi;* adversus serpentes auxiliatur.

PARAGUAY : in pratis, *Doña Juana* pr. *Villa Rica*, septembri (Bal. n. 1361). *Nitimi*, in pratis (Bal. n. 1361 *bis*); *Buenos-Ayres* (Tweedie in herb. Petropolitano).

Hic species plures brasilienses, *A. mellodora* St. Hil., *A. nervosa* Dne, *A. campestris* Dne et affines.

SECT. III[a]. Cucullis in media parte angustioribus, infra auriculatis, supra dilatatis, gynostegium longe superantibus.

OTARIA Kunth, Bentham, Dne.

41. *A. subulata* Dne *Prod.* 571. Torrey in *Pacific R. Road Expl.* v, appendix, p. 362, tab. 7; *Mexic. Boundary Survey* 164.

Infra suffrutescens, ramosa, caulibus glabris, pallide viridibus, foliis filiformibus subulatis acutis sessilibus glaucis caducis; pedunculis post anthesin angulo recto divergentibus, umbellis versus apicem ramulorum congestis densifloris, pedicellis brevissimis; corollæ niveæ laciniis reflexis ovatis acutiusculis, gynostegio breviter stipitato, cucullis gynostegium duplo v. plus duplo superantibus, superne sensim dilatatis subintegris, processu acuto, folliculis magnis incanis, seminibus marginatis puberulis.

In MEXICI prov. *Sonora*, in arenis maritimis circa *Guaymas*, junio (Thiébaut n. 1085).

In California inferiore quoque collecta.

42. *A. longicornu* Benth. *Pl. Hartw.* 24 et 33! Dne *Prod.* VIII, 570! Engelm. et Gray *Mex. Bound.* 164. Gray *Synopt. Fl.* II, 198. Hemsley *op. cit.* 324!

A. œnotheroides Cham. et Schlecht. in *Linn.* V, 123! — *A. Lindheimeri* Engelm. et Gray *Pl. Lindheimerianæ* I, p. 42, n. 272!

Radice tuberculosa (Schiede), caudice suffruticoso, caulibus ascendentibus pubescentibus simplicibus, dense foliosis; foliis ovalibus obtusis basi in petiolum attenuatis, summis majoribus; pedunculis extraaxillaribus brevissimis, umbellis multifloris, floribus magnis, corolla reflexa dimidium pedicellum subæquante, cucullis imo gynostegio insertis illudque longe vel plus duplo superantibus, apice dilatatis, trilobis, lobo dorsali in medio fisso, lateralibus in medio dentatis; corniculo sub sinu dorsali nascente, in dorso gibboso, breviter prominente, alis antherarum corneis latissimis, stigmate excavato; fructu late ovali papyraceo.

Species arenosis et calidioribus locis gaudens: frequens e ditione Texas (Edw. Palmer n. 819, Drummond II, 219, Lindheim. fasc. III, n. 272), et New-Mexico (Wright n. 1683) secus flumen *Rio Grande*, junio-septembri, secus amnem *Rio Frio* (Gregg); vulgaris in MEXICO tum septentrionali (Parry et Palmer n. 587), tum pr. *Tampico* (Berl. n. 202), pr. *Vera Cruz* (Virl. n. 1686, Gal. n. 1543, Hahn n. 261, Schiede n. 256); in pascuis pr. *Leon* in prov. Guanajuato (Hartw. n. 214); *Tanque colorado*, julio (Karw. n. 455); *Zacatecas* (Coulter n. 988); *Papantla* (Karw. n. 455); *San Francisco* in via ad *Acatlan*, julio (Hahn n. 310); *Tehuacan* in prov. *Puebla*, 5000' (Gal. n. 1512); *Chinantla* in prov. Oajacensi, 2-3000' (Gal. n. 1620); *Tehuantepec* (Andr. n. 229).

AM. CENTR. : In Guatemala (Skinner); in Nicaragua, in viis urbis *Granada*, ubi nomen vernaculum *Leche de Perro* (lac canis) et adversus morbos animalium usu communi adhibetur (P. Lévy n. 294, 1160, Œrsted); *Realejo* (Sinclair).

43. *A. auriculata* Kunth *Nov. Gen. et Sp.* III, p. 191, tab. 228. Dne *Prod.* VIII, 570!

Otaria Kunthii Benth. *Pl. Hartw.* 67 et 89. — *Gomphocarpus macranthus* Mart. et Gal. in sched. — *Asclepiodora viridis* Hemsl. *op. cit.* 321 part! non Asa Gray.

Caule herbaceo erecto glabro v. bifariam tenuissime puberulo inferne tereti superne compresso; foliis 3-4 petiolatis lanceolato-oblongis basi attenuatis apice obtusioribus mucro-

latis discoloribus subtus pallidioribus, margine revoluto, umbellis secus caulem extraaxillaribus eo longius pedunculatis quo superioribus, dimidio minoribus quam folia; corolla alba, maxima, suaveolenti, gynostegio brevi crasso, cucullis gynostegium duplo superantibus, in media parte paulo angustioribus, margine superiore integro convexo, corniculo lato pingui ex infima parte cuculli verticaliter oriente et vix excedente, stigmate prominente mammillari.

In Mexico pr. *Ario*, 6000′, septembri (Bonpland), in montibus circa *Cuernavaca*, augusto (Ghiesbr. n. 30, 188); in montibus inter Pineta terræ frigidioris, octobri florifera (Ghiesbr. n. 321); *Orizaba* (Bott. n. 1664), *Borrego* (Hahn n. 109); *Escamela*, septembri (Bourg. n. 2934 [Num. 2904 menda typographica a cl. Hemsley citatus ad Rhinanthaceam quandam spectat]; in quercetis prov. *Vera Cruz* (Gal. n. 1507); in montibus Oajacensibus, *Chinantla* et *Juquila*, 3-4500′ (Gal. n. 1514); *Sierra San Pedro Nolasco*, julio (Gal. n. 7211 A); *San Felipe* (Andr. n. 232); *monte de Tarija* pr. *Yavesia* (Gal. n. 1569).

Guatemala et Costa Rica (Warsc. n. 42); *San Jose de Costa Rica* (Œrsted.).

A. fragrans Benth. *Pl. Hartw.* 67, mihi quidem non visa, ut opinor, non differt.

44. *A. laxiflora* Dne *Prod.* VIII, 571.
Otaria laxiflora Benth. *Pl. Hartw.* 67.

In Mexici prov. Oajacensi pr. *La Parada* (Hartw.). Non visa.

IX. — ACERATES Ell. *Fl. Carolin.* 316. Asa Gray *Proc. of the Amer. Acad.* XII, 66.

Corolla reflexa; cucullis erectis, basi utrinque auriculatis et per auriculas cum stipite annexis, supra liberis, introrsum involuto-concavis, late apertis, intus corniculo vel crista destitutis; folliculis linearibus.

1. *A. Schaffneri*, n. sp.

Caule annuo brevi, juniore albo-tomentoso; foliis linearibus fere 2-pollicaribus brevissime petiotulatis, junioribus albo-tomentosis; umbella pauciflora terminali; pedunculo folium æquante; pedicellis laxis flores duplos æquantibus; sepalis ovatis brevibus, petalis rubris gynostegium vix superantibus;

cucullis strictis aurantiacis in dorso brunneis, in dimidia inferiore parte stipiti adnatis, gynostegium æquantibus.

In MEXICO, absque loco (Schaffn. n. 861 in herb. regio Berolinensi sed verisimiliter ex alta planitie).

Obs. — *A. auriculata* Engelm. *Mex. Boundary* 160 differt habitu et pedunculis folio brevioribus.

2. *A. humilis* Benth., *Pl. Hartw.* 291.

Caule annuo semipedali erecto, tomentoso; foliis ovatis cordatis incano-tomentosis pollicaribus, pedunculis folia vix superantibus, cucullis ovato-oblongis in media parte unidentatis.

In MEXICI prov. Guanajuato pr. *Leon* (Hartw.).

3. *A. vinosa*, n. sp.

Foliis petiolatis ovalibus, pubescentibus, infra pallidioribus, umbella terminali, petalis colore vinosis, gynostegio brevissime stipitato, cucullis mediam tantum partem gynostegii æquantibus, erectis, infra auriculatis, gynostegio annexi, in parte superiore intus concavis.

In Mexici planitie superiore inter Pineta, 19000′, junio (Ghiesbrecht n. 35).

X. — GOMPHOCARPUS R. Br. *Wern. Soc.* I, 38. Endl. *Gen.* p. 3485. Dne *Prod.* VIII, 556. Benth. et Hook. *Gen. Pl.* 753 excl. synon.

Differt præcipue ab *Acerate* fructu dilatato echinato.

1. *G. arachnoideus* Fourn. *Bull. Soc. bot. Fr.* XIV, 250.

Frutex caule erecto altiore, ramoso, breviter tomentoso, foliis lanceolatis, 3″ longis, breviter petiolatis, acuminatis, infra secus nervos præsertim pubescentibus; cyma extraaxillari, dimidium folium æquante; pedicellis 8‴ longis, pedunculo paulo brevioribus; sepalis acutis persistentibus, corolla alba lactescente, secus marginem fimbriata, reflexa, gynostegium duplum æquante, cucullis intus late apertis, supra truncatis, margine interiore extrinsecus reflexo, gynostegio æquiongis, antherarum ala brevi cornea, dorso cum membrana

terminali triangulari a stigmate separabili, stigmate pentagono, retinaculis nigris linearibus, caudiculo brevi, polliniis pendulis compressis piriformibus; pistillis, corolla decidua, hirtis et araneosis, quorum unum tantum evadit, alterum mox decidit; fructu orbiculari, echinato, spinis non vulnerantibus, pedunculo recurvo, epicarpio maxime dilatato, reti araneoso secus parietem internum induto; folliculo in cavo fructu incurvo.

E seminibus mexicanis a Cl. Bourgæo allatis in horto parisiensi cultus.

2. *G. hypoleucus* Asa Gray *Proc. of the amer. Acad. of arts and sciences*, XVII, p. 222.

Habitus *Asclepiadis lanuginosæ;* caule valido, foliis ovalibus infra albo-tomentosis, cucullis atropurpureis carnosis erectis, duplo longioribus quam antheræ, oblongo-ligulatis, basi hastatis, facie interna haud fissa.

Santa-Rita, inter montes, in prov. Arizona (Pringle).

Fructu ignoto, quoad genus incertus.

Species ejusdem generis e Brasilia oriunda, *G. brasiliensis* Fourn. (*Asclepias candida* Vell.?), cui in America forte conjungendi *G. tomentosus* A. Gray et *G. cordifolius* Benth. (cf. Asa Gray in *Proceed. of amer. Acad. of Arts and Sciences*, XII, p. 73).

XI. -- FUNASTRUM, gen. nov.

Petalis valvatis, secus margines introflexis, subcarnosis, glabris; phyllis coronæ minimis carnosis vesicularibus, imo antheræ dorso annexis; stigmate apiculato, polliniis pendulis.

1. *F. angustissimum*.

Asclepias angustissima Andersson!

Ramis apice tortilibus funiformibus, foliis oppositis remotis linearibus, umbellis axillaribus raris paucifloris.

In insulis *Galapagos* (Andersson).

2. *F. suffrutescens*, n. sp.

Basi suffrutescens, rectus, caule glabro striato; nodis remotis; foliis sessilibus linearibus oppositis, maximis 3" longis, acutis, siccis replicatis, imis majoribus, secus caulem paulatim minoribus, dein bracteiformibus, apice evanescentibus; pedunculi 5''' longi, 3-4-flori, pedicellis brevibus; calyce multiglanduloso; corolla carnosa, viridi-flava, intus glabra, purpurascente; coronæ phyllis inter se discretis basi cum corolla et gynostegio adnatis, hyalinis, vesicularibus, versus antheram concavis et lateraliter dentatis, in dorso gibbosis; antherarum membranis terminalibus conspicuis; polliniis pendulis, caudiculo brevi, stigmate mammillari in medio depresso.

In locis aridis ad frutices scandens, secus ripam fluminis Cauca novo-granatensium pr. *Buenosaires*, locis 1290^{m} altis, aprili florens (Éd. André n. 986 *bis*).

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

MONOGRAPHIES ET DESCRIPTIONS DE PLANTES.

TABLE DES MATIÈRES

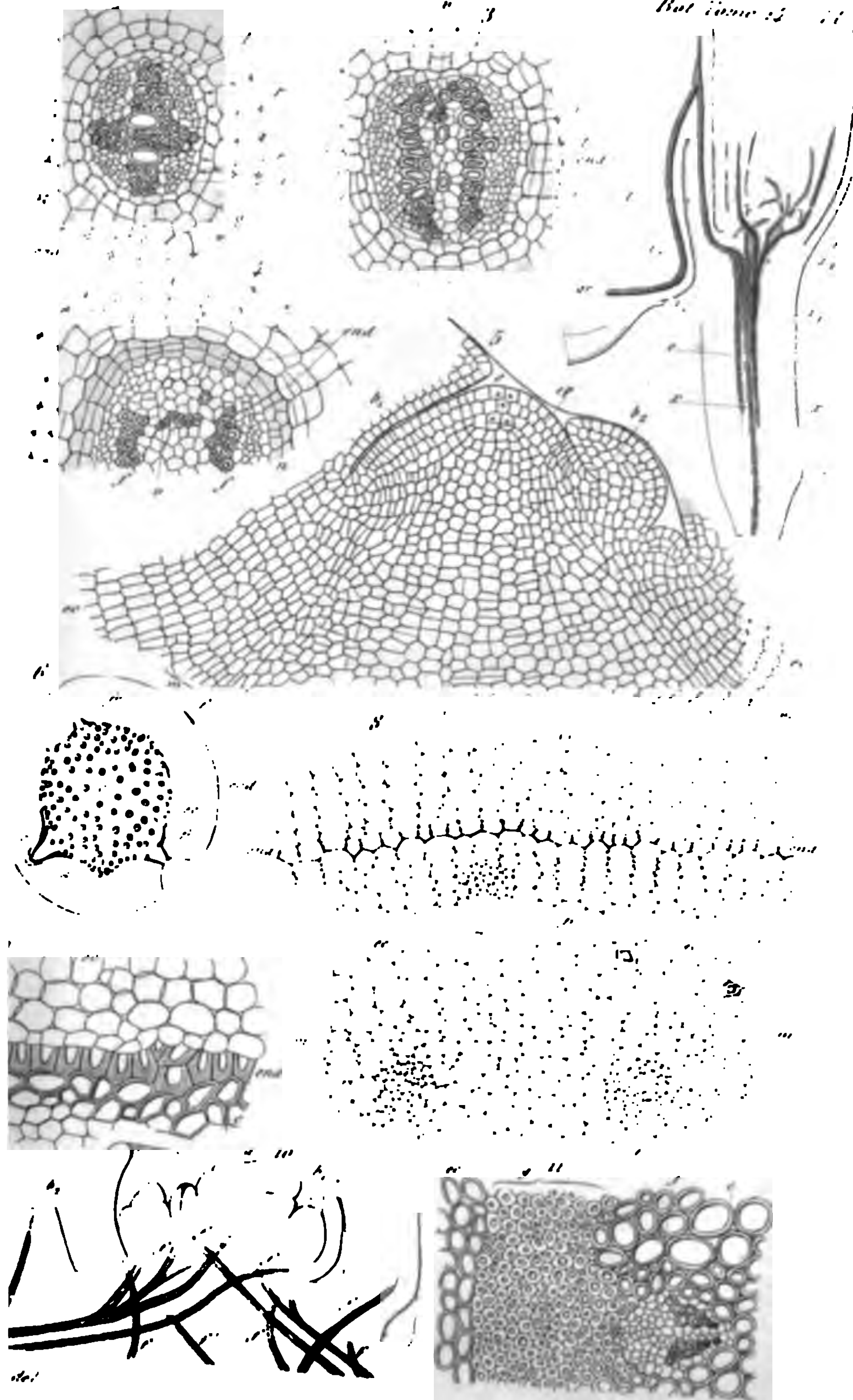
PAR NOMS D'AUTEURS.

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME.

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES.

MOTTEROZ, Adm.-Direct. des Imprimeries réunies, A. rue Mignon, 2, à Paris.



1.5 10 11 Lrs 6.9 Marion

Pierre sc.

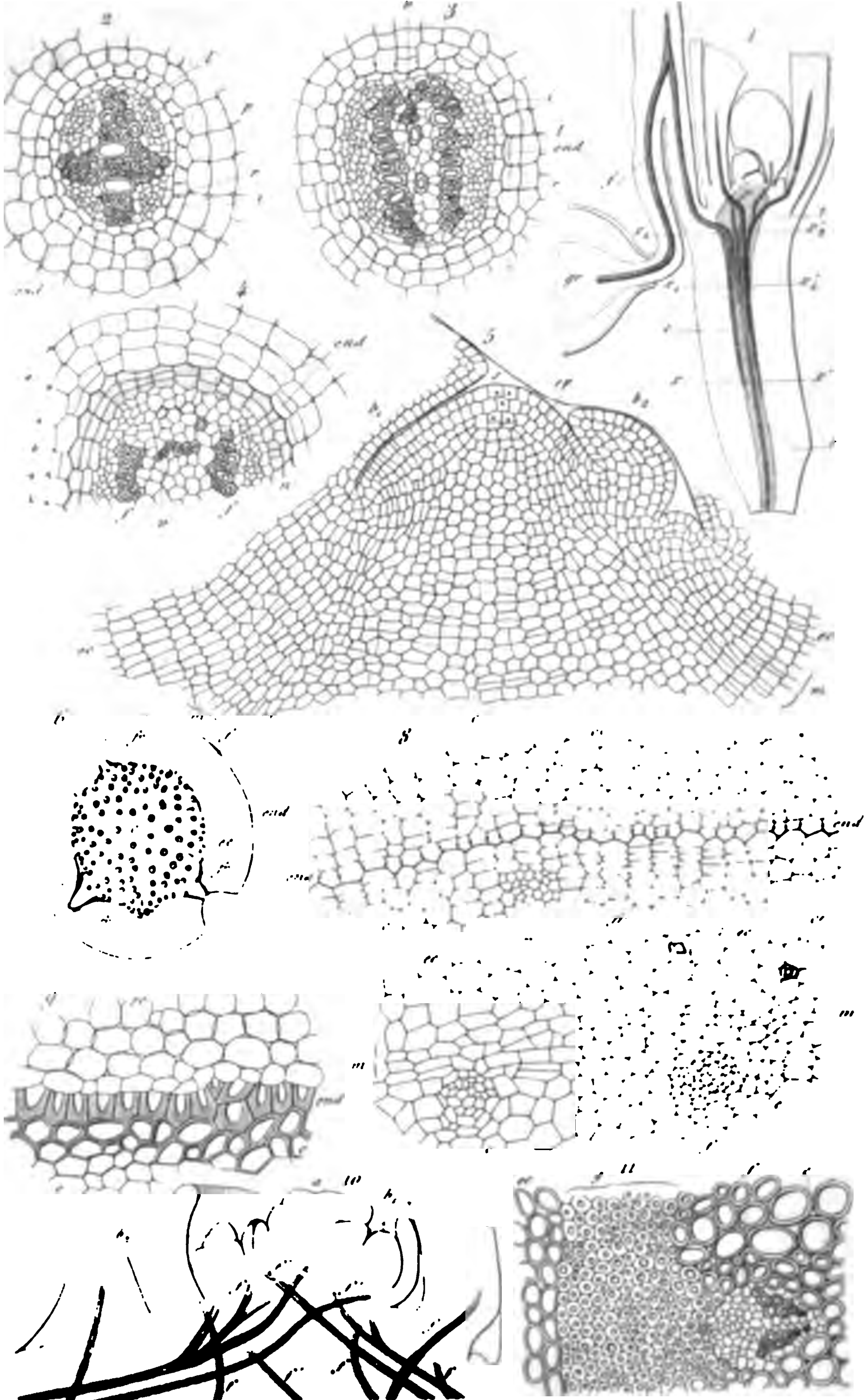
Imp. A. Salmon Paris

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME.

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES.

Mottéroz, Adm.-Direct. des Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, à Paris.



E. Mangin del.   Pierre sc.

1–5, 10, 11 Iris   6–9 Marica

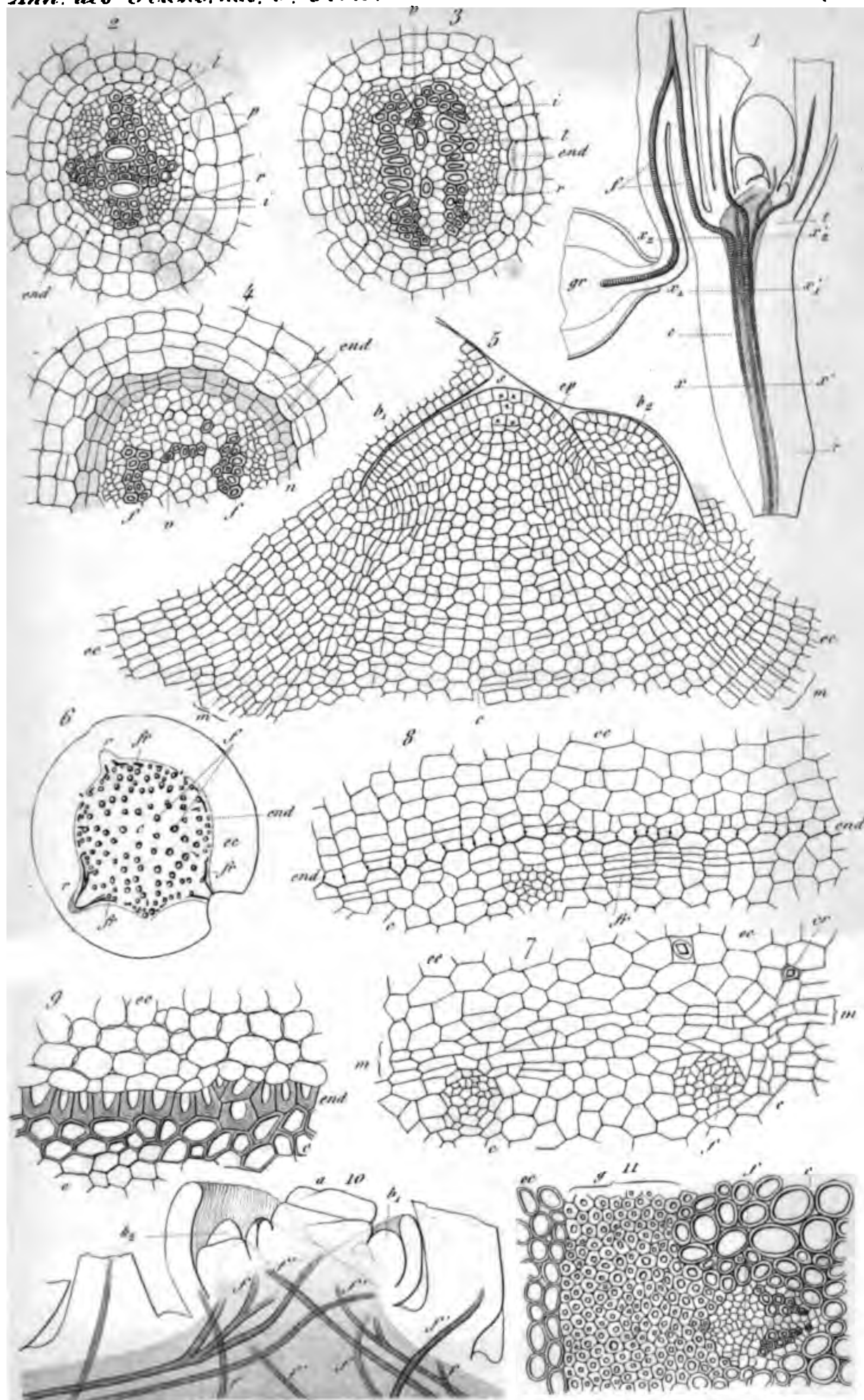
Imp. A. Salmon, Paris

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME.

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES.

MOTTEROZ, Adm.-Direct. des Imprimeries réunies, A. rue Mignon, 2, à Paris.

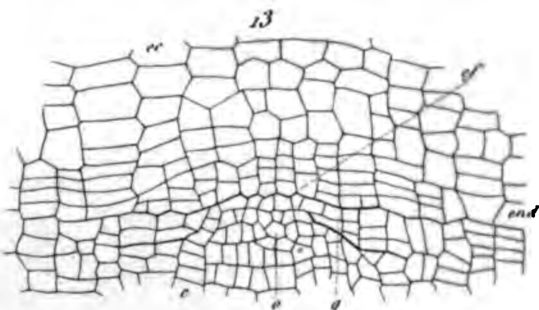


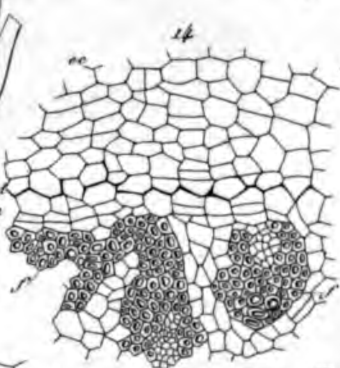
L. Mangin del. Pierre sc.

1-5, 10, 11 Iris. — 6-9. Marica.

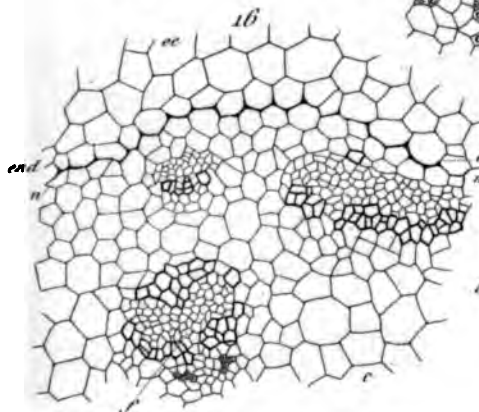
Imp. A. Salmon, Paris.

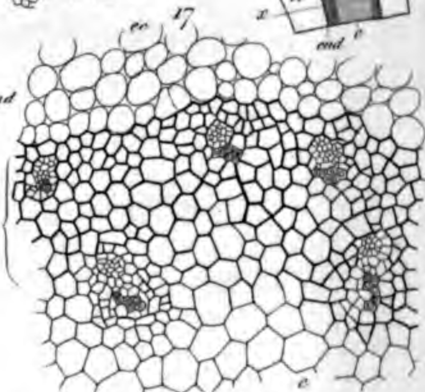


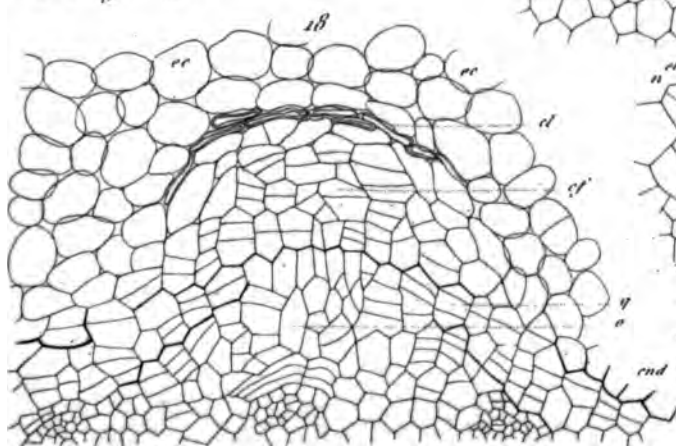


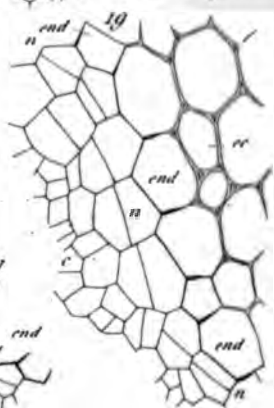








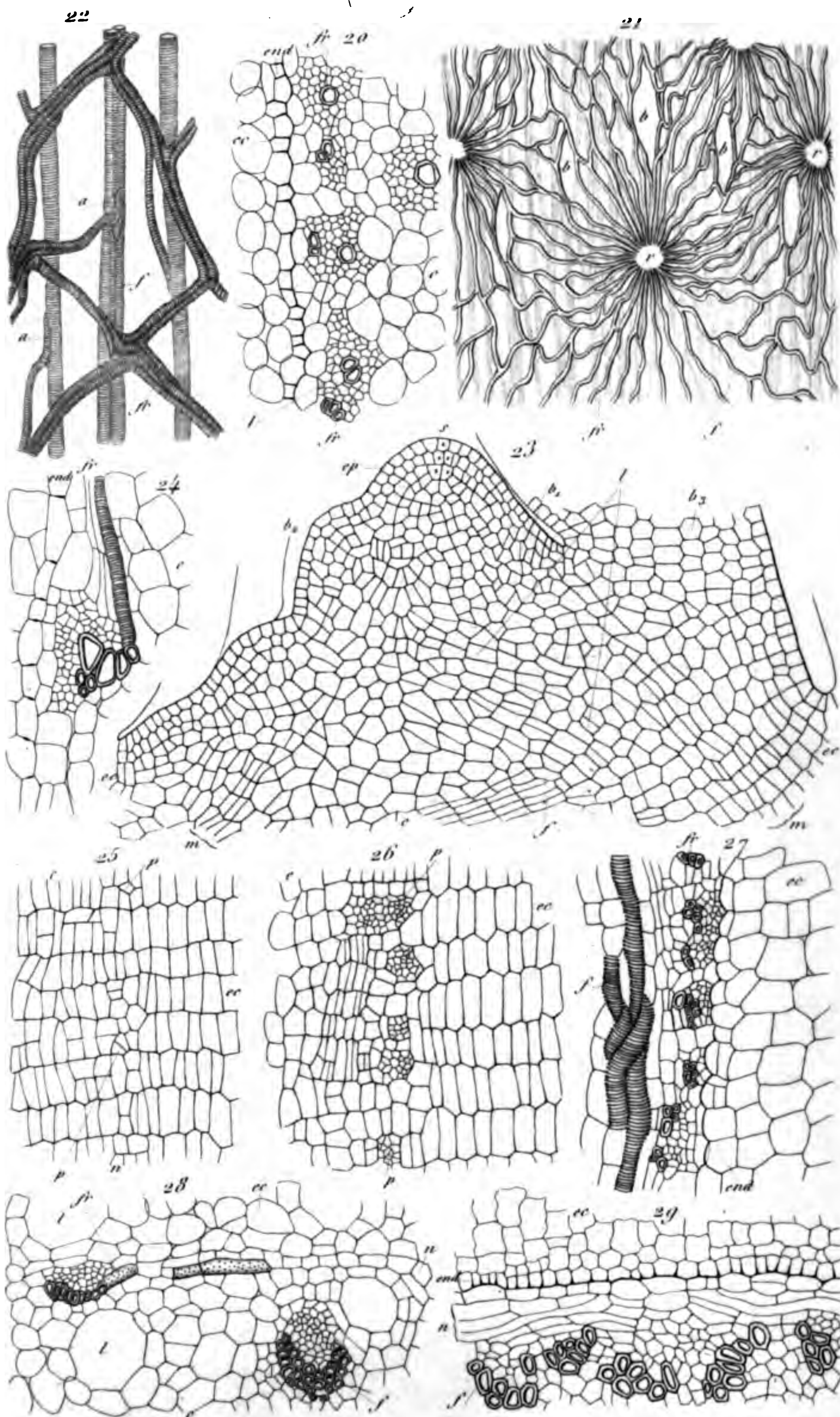




L. Mangin del. Pierre sc.

12-14. Sisyrinchium. — 15-19. Ruscus.

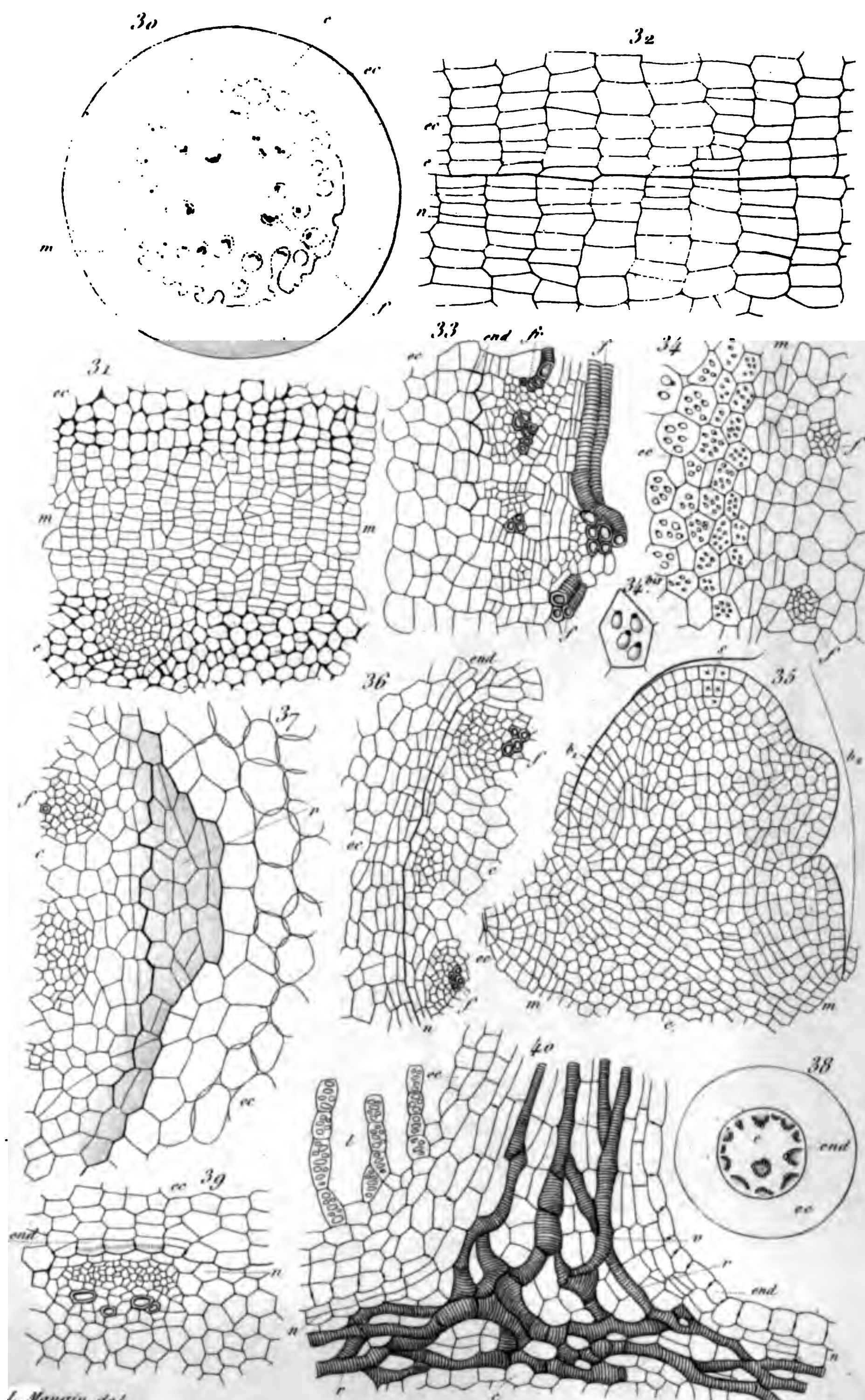
Imp. A. Salmon, Paris.



L. Mangin del. Pierre sc.

20-22. Hedychium. — 23. Curcuma. — 24. Zingiber.
25-27. Musa. — 28. Polygonatum. — 29. Juncus.

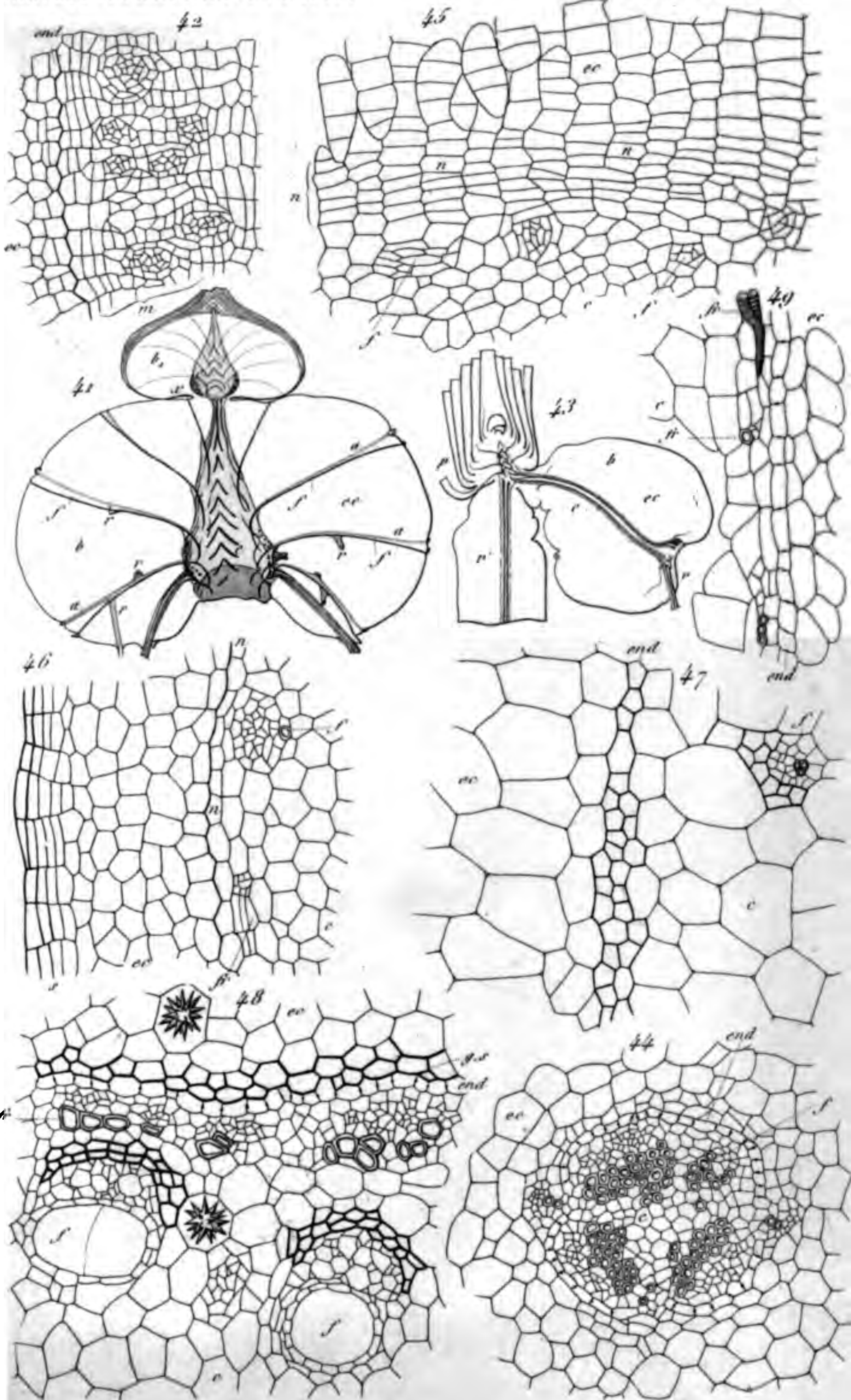
Imp. A. Salmon, Paris.



L. Mangin del. Pierre sc.

30-32. Asphodelus. — 33-34. Æchmea. — 35-38. Convallaria. 39. Tradescantia. — 40. Sagittaria.

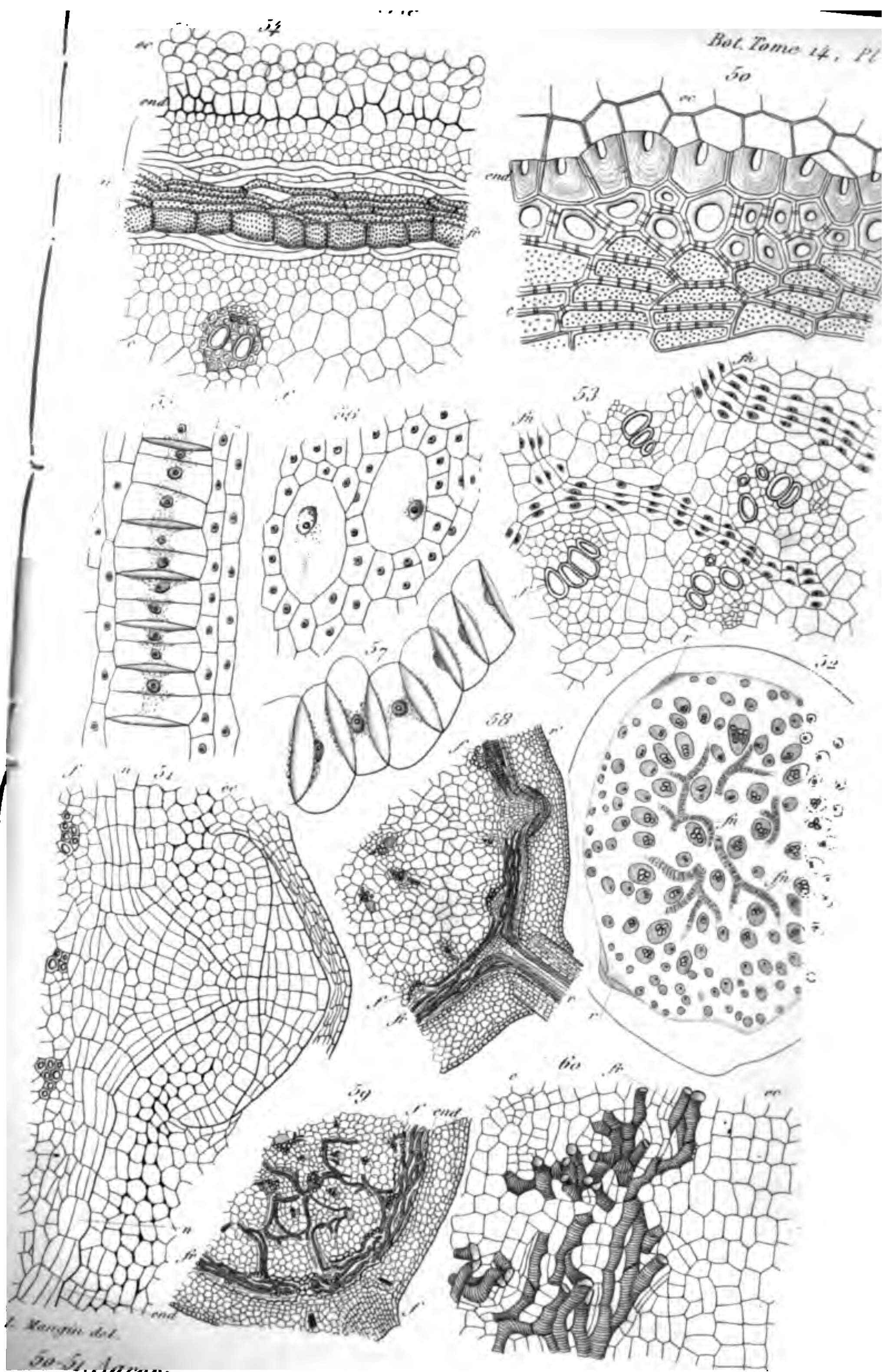
Imp. A. Salmon, Paris.



L. Mangin del. Pierre sc.

41-42. Antholyza. — 43. Anomatheca. — 44. Gladiolus. — 45. Iris.
46. Dioscorea. — 47. Vanilla. — 48. Monstera. — 49. Aponogeton

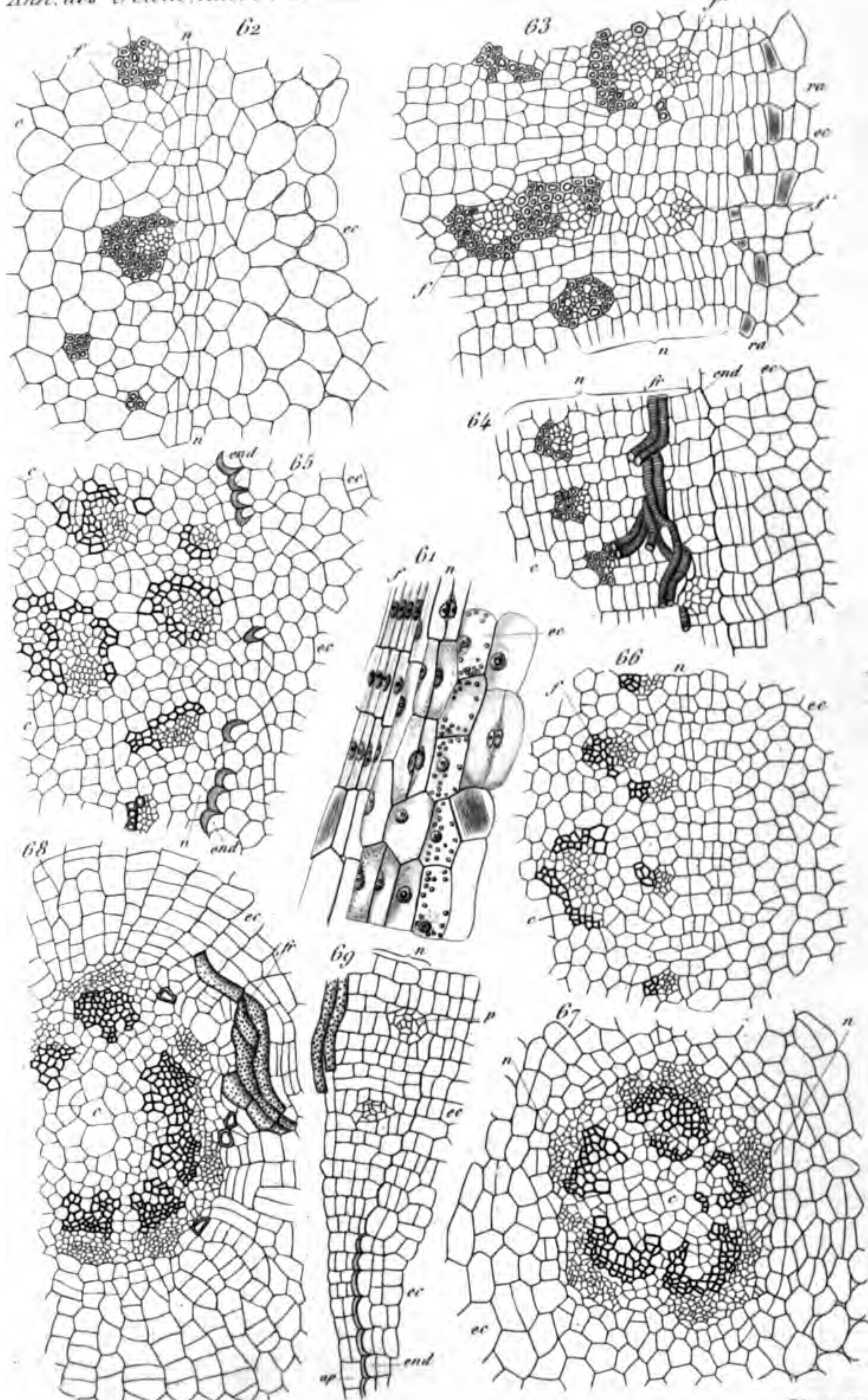
Imp. A. Salmon, Paris.



50-51. Agropyrum. _ 52-53. Zea. _ 54. Arundo. _ 55-57. Bambusa. _
58-59. Zebrina. _ 60. Crinum.

Pierre sc.

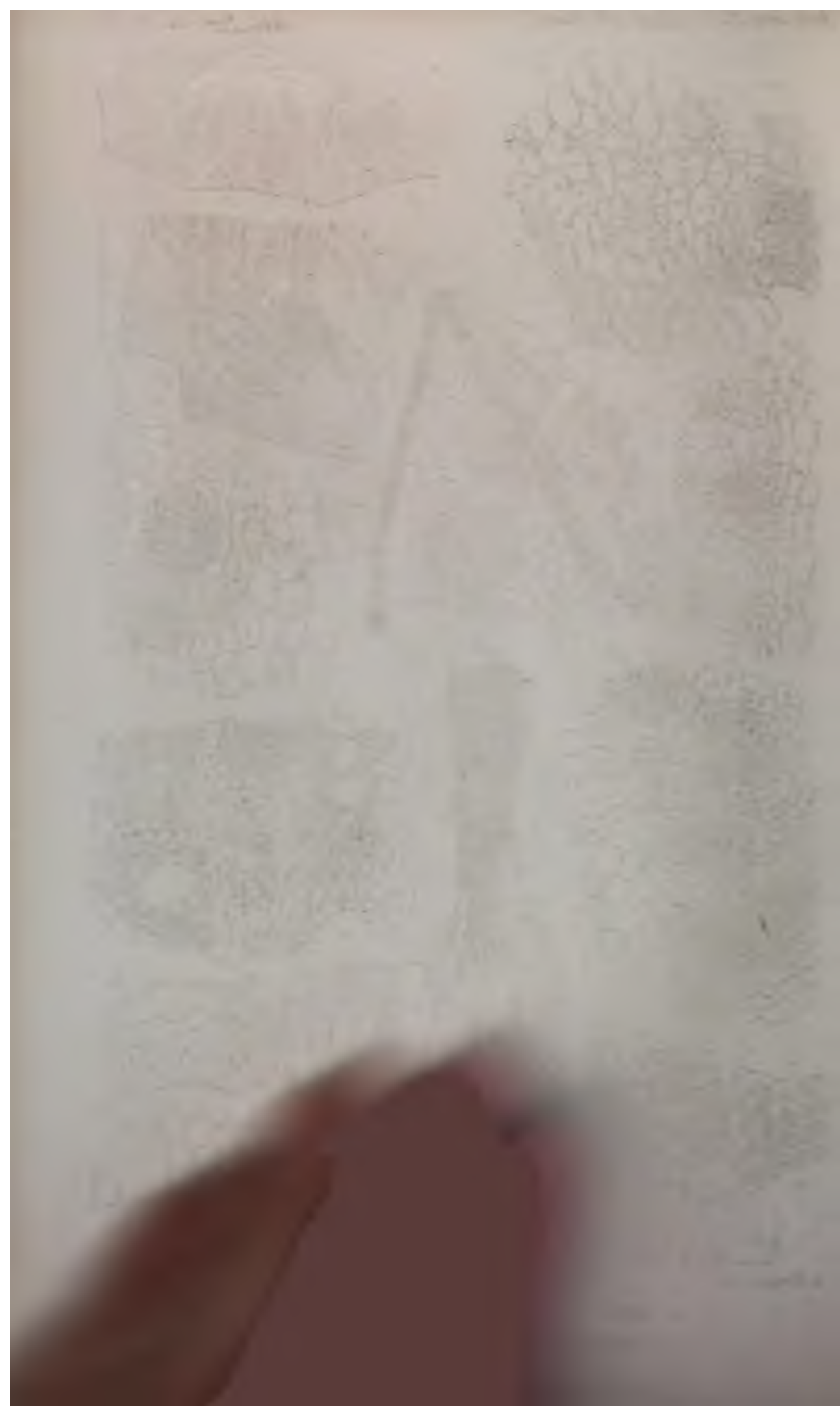
Imp. A. Salmon Paris.

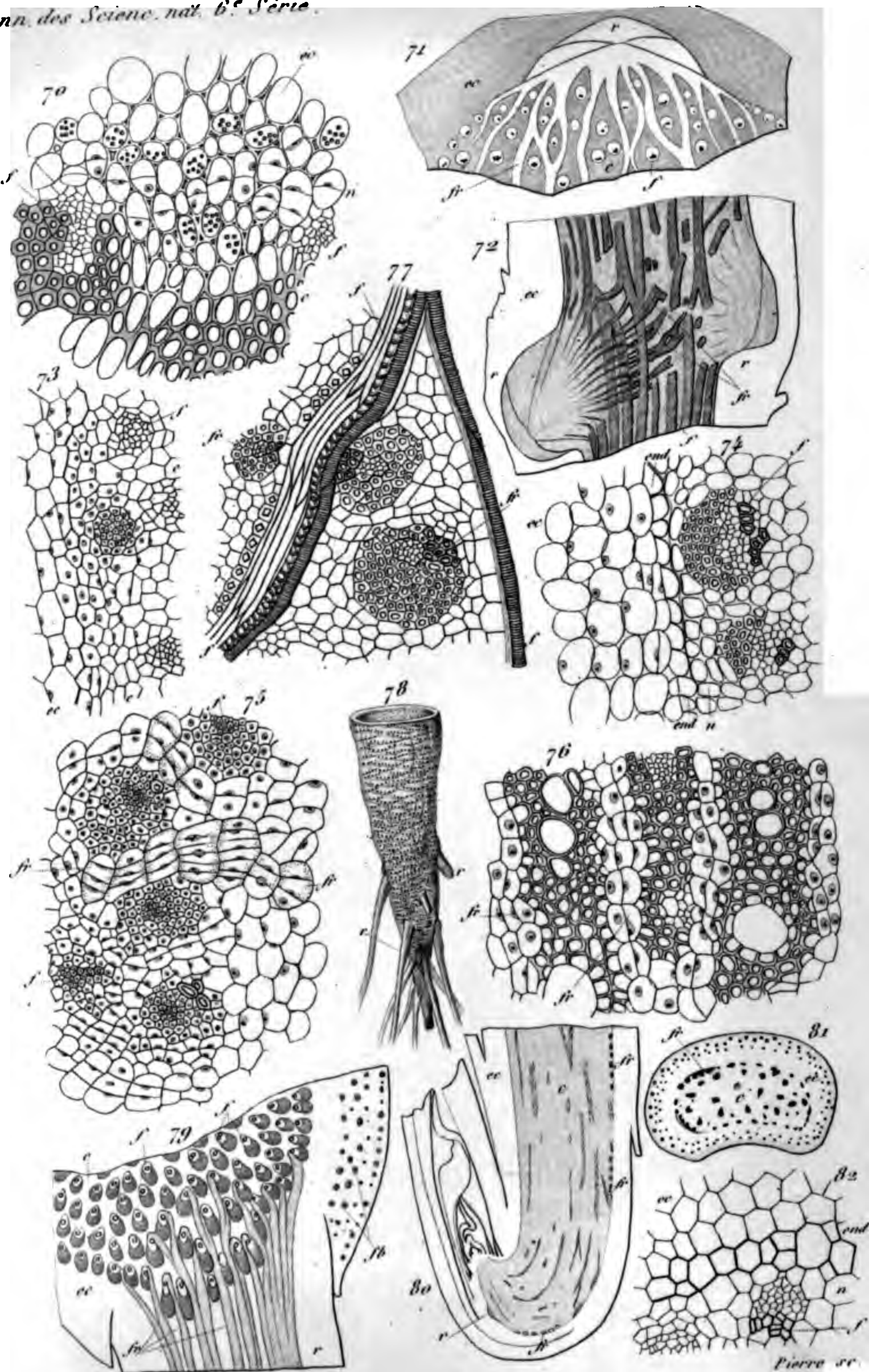


L. Mangin del. Pierre sc.

61-64. Aloe. — 65-66. Agave. — 67-69. Yucca.

Imp. A. Salmon, Paris.





L. Mangin del. Pierre sc.

70. Aletris. — 71-78. Pandanus. — 79. Rhapis
80-81. Sabal. — 82. Alstrœmeria.

Imp. A. Salmon, Paris.

For
USE IN LIBRARY
ONLY
DO NOT REMOVE
FROM LIBRARY

580.5
A613
ser. 6. v. 14
1882

NON CIRCULATING
DO NOT REMOVE
FROM THE LIBRARY

